1 a 8

ONDERZOEK OVER PHYTOPHTHORA INFESTANS (MONT.) DE BY. OP DE AARDAPPELPLANT

M. P. LÖHNIS

ONDERZOEK OVER PHYTOPHTHORA INFESTANS (MONT.) DE BY. OP DE AARDAPPELPLANT

ONDERZOEK OVER PHYTOPHTHORA INFESTANS (MONT.) DE BY. OP DE AARDAPPELPLANT

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN DOCTOR IN DE WIS- EN NATUURKUNDE AAN DE RIJKS-UNIVERSITEIT TE UTRECHT, OP GEZAG VAN DEN RECTOR-MAGNIFICUS DR. J. A. C. VAN LEEUWEN, HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT DER GODGELEERDHEID, VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAT DER UNIVERSITEIT, TEGEN DE BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT TE VERDEDIGEN OP VRIJDAG DEN 7DEN APRIL 1922, DES NAMIDDAGS TE VIER UUR, DOOR

MARIA PETRONELLA LÖHNIS
GEBOREN TE VLEDDER

H. VEENMAN - WAGENINGEN - 1922

AAN MIJN VADER

Terugziende op de studiejaren, die voorbijgegaan zijn, wil ik gaarne naar voren brengen, wat mij daarin het meest getroffen heeft.

U, Hooggeleerde WENT, dank ik voor de zoo ruime gelegenheid, die gij aan uwe leerlingen biedt om op hechten grondslag botanische kennis op te bouwen en evenzeer voor de belangstelling, die ik van U steeds mocht ondervinden, ook nog na mijn vertrek uit de universiteitsstad.

Gij, Hooggeleerde JORDAN, hebt mij de studie zeer verlicht door de zoo eenvoudige voorstelling, die gij van moeilijke zaken weet te geven. Ik zal niet vergeten, dat het in uw laboratorium was, dat ik voor het eerst den prikkel leerde kennen, die van zelfstandig werk, op hoe bescheiden schaal dan ook, uitgaat.

Nog grooter beteekenis voor mij persoonlijk dan de jaren aan de universiteit hebben de drie jaren gehad, waarin ik een opdracht tot nader onderzoek van de aardappelziekte trachtte uit te voeren. Niet weet ik te taxeeren, wat van grooter waarde voor mij is geweest — de vrijheid die mij werd gelaten, waardoor ik mij slechts gebonden voelde door de eischen van het onderzoek of de gebondenheid aan een gegeven opdracht, waardoor het vasthouden aan een eenmaal vastgesteld onderwerp nooit strijd gaf.

U, Hooggeleerde WESTERDIJK, Hooggeachte Promotrix, ben ik hiervoor in de eerste plaats dankbaar. Gij hebt gemaakt, dat de jaren van werk jaren van genot voor mij zijn geweest. Ik dank U voor uwen opgewekten steun, voor uwe open belangstelling. De hulp in het Laboratorium voor Plantenziekten Willie Commelin Scholten steeds ondervonden en de opgewekte wijze van werken, die daar heerscht, maken, dat ik er mij in verheug, dat het onderzoek nog niet tot een eind is gebracht.

Als een bizonder voorrecht beschouw ik het, Hooggeleerde BEIJERINCK, dat ik in de laatste jaren van uw hoogleeraarschap onder uwe leiding heb mogen werken. Groote bewondering zal ik bewaren voor uw merkwaardig observatievermogen en voor uwe gave om eenvoudige demonstratie-methoden voor gecompliceerde verschijnselen uit te denken en zeer dankbaar ben ik U voor het vele, dat Gij mij uit uwe universeele botanische kennis hebt willen mededeelen.

LITTERATUUROVERZICHT.

Wanneer men de litteratuur over de aardappelziekte en over Phytophthora infestans als veroorzaker hiervan nagaat, treft de lange reeks onderzoekingen over dit onderwerp, onderzoekingen die zoowel in West-Europa als Amerika vanaf 1845 tot heden verricht zijn.

Omstreeks 1845 trad in West-Europa de aardappelziekte voor het eerst als dreigend verschijnsel op; aardappeloogsten mislukten met als gevolg hiervan vooral in Ierland ernstige hongersnood. Uit dien tijd dateeren de eerste beschrijvingen van dit verschijnsel en onderzoekingen naar de oorzaak ervan en naar een bestrijdingsmethode.

Die oude stukken dragen sterk het kenmerk van hun tijd; de beschrijvingen van het ziektebeeld zijn zeer scherp en duidelijk, maar over de oorzaak heerschen zeer uiteenloopende meeningen. Tegenover elkaar staan de opvatting, dat een organisme de veroorzaker is van de ziekte en die, dat atmosferische invloeden de aardappelplant zoo sterk doen degenereeren. Vele onderzoekers zooals Unger (1847) dobberen tusschen die twee meeningen. Harting (1845) kiest partij en meent, dat atmosferische invloeden een verhooging van de vatbaarheid veroorzaken. Secundair zouden dan misschien bepaalde schimmelsoorten op de verzwakte aardappelplant kunnen gaan groeien. Harting vergelijkt de zieke aardappelen met rotte vruchten, waarin ook altijd schimmels te vinden zijn en trekt als conclusie: Cependant personne pour autant que je sache n'a jusqu'ici eu l'idée d'attribuer au développement de ces champignons cette altération du tissue des fruits qui dans les nèfles est considérée comme constituant à peu près un état normal.

Montagne (1845) geeft voor het eerst een botanische beschrijving van den schimmel, die op de zieke bladeren voorkomt en noemt deze Botrytis infestans. De andere onderzoekers vinden deze schimmel ook telkens weer op de bladeren terug, maar veel moeilijker blijkt het „Botrytis" ook in de knollen te vinden. Wel ziet Harting bij speciaal hiertoe aangezette proeven twee-

maal „Botrytis infestans" uit een zieken knol groeien, maar zóó overtuigd is hij, dat blad- en knolverschijnselen niet door één organisme kunnen worden veroorzaakt, dat hij de aanwezigheid van de schimmel aan toevallige omstandigheden toeschrijft.

In 1845—1846 worden twee stukken van G. Vrolik uitgegeven, die geen stelling neemt in de vraag naar de oorzaak, maar praktische proeven doet over het optreden van de ziekte, de besmettelijkheid en de bestrijding. Hij ziet, dat zieke planten dikwijls gezonde knollen voortbrengen en stekt zieke stengels, waaruit gezonde knollen groeien. Hij bemerkt ook een gunstige uitkomst door ophooging van de aarde om den stengel. Hij neemt waar, dat zieke knollen alleen gezonde kunnen besmetten, wanneer deze gewond zijn. Hij waarschuwt reeds tegen schijnbaar gezonde knollen, die reeds aangetast kunnen zijn en kent het verschijnsel, dat uit zieke poters gezonde planten groeien.

Groote verheldering in het probleem van de oorzaak der aardappelziekte wordt gebracht door Speerschneider in 1857 die toevallig kiemende Phytophthora sporen vindt op zieke knollen. Hij infecteert nu gezonde knollen onder aarde met zieke bladeren en kan nu vaststellen, dat de knolziekte veroorzaakt wordt door de bladschimmel, die zijn sporen laat vallen.

In 1861 geeft De Bary zijn klassiek geworden beschrijving: Die gegenwärtige Kartoffelkrankheit, ihre Ursache und ihre Verhütung. Eine pflanzenphysiologische Untersuchung. Hier wordt voor het eerst de infectie als een zuiver probleem van parasitisme behandeld, waarbij eigenschappen van den gastheer van even groot belang zijn als die van de parasiet. Door nauwkeurig observeeren van het verloop van een infectie legt hij het verband tusschen beide. Hij beschrijft, hoe de spore op een blad gebracht, zijn kiembuis door de stomata of door de epidermis brengt, hoe de celwand na indringen van de kiembuis intensief bruin gekleurd wordt en hoe hierna spoedig een afsterven van den celinhoud plaats vindt. Als zeer waarschijnlijke hypothese over het overwinteren van de schimmel en over de oorzaak van het optreden van de nieuwe bladinfectie in het voorjaar geeft hij het uitgroeien van geïnfecteerde spruitjes uit zieke poters, die dan de infectiebron zouden worden voor de omgevende planten. Deze hypothese is aanleiding geworden tot een wetenschappelijken strijd, die nog tot heden voortduurt.

De Bary schrijft daarna nog eenige belangrijke stukken. In „Recherches sur le développement de quelques champignons parasites" (1863) vergelijkt hij het gedrag van Phytophthora

met dat van andere Peronosporeeën. Zoo kan Peronospora ficariae vanuit de knolletjes door de stolonen in een nieuwe plant groeien en kan Peronospora alsinearum overwinteren in den uiterlijk gezonden stengel van Stellaria media.

De Bary en Woronin beschrijven in de „Beiträge zur Morphologie der Pilze" voor het eerst de morphologische verschillen van de conidiendragers van Phytophthora infestans met die van de overige Peronosporeeën en in 1876 stelt De Bary Phytophthora voor het eerst als een afzonderlijk geslacht op.

In 1875 had Worthington Smith mededeeling gedaan over de waarneming van antheridiën en oögoniën van Phytophthora op een zieken knol en naar aanleiding daarvan beschrijft De Bary de moeilijkheden van een dergelijk onderzoek, dat gedurende vele jaren door hem is gedaan. Hij ontzenuwt het betoog van Smith, daar deze in gebreke was gebleven aan te toonen, dat werkelijk aan Phytophthora mycelium de voortplantingsorganen ontstaan waren.

De meer recente onderzoekingen zijn haast alle gericht op het verkrijgen van meer nauwkeurige kennis van Phytophthora en daartoe is gezocht naar de beste wijze, waarop Phytophthora in reincultuur te kweeken is.

De eerste opgave over het groeien van Phytophthora op kunstmatigen voedingsbodem is in 1883 van Brefeld: Die Peronospora infestans wuchs in künstlicher Ernährung wie Unkraut, fast so üppig wie sie auf den Kartoffeln wächst. In 1908 beschrijft hij het gebruikte medium n.l. aardappelenextract met wat mout, dat gesteriliseerd wordt.

Aan Matruchet en Molliard gelukt het Phytophthora op enkele gekookte vruchten te kweeken, maar groote vooruitgang van deze werkwijze stamt uit Amerika.

Clinton (1907—'08) deelt mee, dat lima-boon agar zeer goede resultaten geeft. In een volgende publicatie (1909—'10) beschrijft hij de oögoniën- en antheridiënvorming op kunstmatigen voedingsbodem, die hij heeft kunnen waarnemen; het moment van bevruchting kon hij niet vaststellen.

Jones, Giddings en Lutman publiceeren in 1912 een uitgebreid onderzoek, waarin het kweeken van oösporen een voorname plaats inneemt. Uitgebreide proeven zijn genomen voor het vinden van den besten voedingsbodem. In culturen op aardappelgelatine vinden zij vrij algemeene dikwandige ronde lichaampjes met stekels bezet. Het gelukt niet deze tot kieming te brengen. Zij worden beschreven als „resting-spores" terwijl de mogelijkheid ook gesteld wordt, dat het oögonien zijn; antheridiën worden echter nooit waargenomen.

In 1913 verschijnt in Ierland een stuk van PETHYBRIDGE en MURPHY: On pure cultures of Phytophthora infestons de Bary and the development of the oöspores. Zij werken eveneens met culturen op kunstmatigen voedingsbodem. Hen gelukt het echter oögoniën en antheridiën waar te nemen. Hunne beschrijving van de oögoniën komt niet overeen met die van de resting-spores van Jones; de oögoniën zijn gladwandig en gewoonlijk peervormig. De antheridiën zijn driemaal door hen waargenonem. Zij ontstaan op een andere tak van het mycelium als het oögonium. Het onderste wigvormige deel van het oögonium wordt omgeven door het antheridium.

In Recent advances in our knowledge of the genus Phytophthora (1914) bespreekt PETHYBRIDGE wat bekend is over de sexueele voortplanting in dit geslacht, waarvan vele soorten door hem onderzocht zijn. Hij komt tot de conclusie, dat er binnen het genus twee soorten van geslachtelijke voortplanting zijn. De eene groep, waarbij antheridiën en oögoniën op verschillende vertakkingen van dezelfde hyphen groeien en de bevruchting geschiedt door een zijdelingsch indringen van het antheridium in het oögonium sluit zich aan bij Peronospora. Bij de andere groep, waartoe waarschijnlijk Phytophthora infestans ook behoort, ontstaan antheridiën en oögonien op verschillende hyphen; het oögonium groeit door het antheridium heen, waarna zich de oöspore vormt. Het oogenblik van bevruchting is hier nog onbekend. PETHYBRIDGE stelt voor het geslacht Phytophthora te splitsen in twee geslachten, n.l. Phytophthora met de interantheridiale ontwikkeling van het oögonium en Nozemia met gelijke ontwikkeling van het oögonium als Peronospora.

Phytophthora doorloopt dus wel een langen weg in het systeem voor het zijn tegenwoordige plaats heeft bereikt.

De verdere litteratuur meen ik het beste in verband met de afzonderlijke onderdeelen te behandelen.

INDEELING VAN HET ONDERZOEK.

In het eerste hoofdstuk zijn bijeengebracht verschillende waarnemingen van de schimmel alleen, zoowel morphologisch als physiologisch met het microscopisch infectiebeeld, dat de schimmel veroorzaakt.

In het tweede hoofdstuk worden eenige morphologische en physiologische bizonderheden van de aardappelplant behandeld, die mij onder de oogen kwamen door het langdurig werken aan de aardappelziekte. Zij houden slechts gedeeltelijk verband met de aardappelziekte en opzettelijke proeven zijn herhaaldelijk niet ingesteld.

Het werkelijke onderzoek over de aardappelziekte is in de overige hoofdstukken vervat. Dit omvat hoofdzakelijk de wijze waarop de schimmel in den knol kan dringen, het besmettingsgevaar voor gerooide knollen onderling en bestudeering van de eigenschappen die de mate van knolvatbaarheid bij verschillende varieteiten kunnen bepalen.

HOOFDSTUK I.

BIOLOGISCHE WAARNEMINGEN AAN PHYTOPHTHORA INFESTANS.

§ 1. GROEI OP KUNSTMATIGE VOEDINGSBODEMS.

De recepten van JONES voor lima-boon agar [1]) en aardappelgelatine [2]) en die van PETHYBRIDGE voor havermout agar [3]) werden getrouw gevolgd, maar het duurde zeer lang, voor ik Phytophthora aan het groeien kon krijgen. De lima boonen die ik gebruikte waren zeer oud en nieuwe niet te krijgen. Ten slotte nam ik zooals CLINTON (1908) ook reeds opgaf, in plaats van lima boonen witte boonen en kreeg hierop zeer levenskrachtige, snelgroeiende culturen, die lang goed bleven. Het bleek een uitstekende voedingsbodem.

Op havermout agar volgens het recept van PETHYBRIDGE kreeg ik zeer weinig groei. Later nam ik 1 % agar en de kweekerij hierop had veel beter succes.

In verband met de bladresistentie in hoofdstuk IX, § 3, te

---

[1]) Lima-boon agar. 50 Gr. lima boonen worden na in een vleeschmolen gemalen te zijn 1 uur in 500 cc.M. lauw water geweekt, daarna ½ uur in een waterbad verwarmd en dan door een doekje gefiltreerd. Het volume wordt weer op 500 cc.M. gebracht en 1 % agar wordt er in opgelost.

[2]) Aardappelgelatine. 1000 Gr. aardappelen worden gewasschen en in kleine stukjes gesneden in 1,500 cc.M. water gebracht. Na 1½ uur koken wordt dit in de autoclaaf onder 2 pond druk gedurende een uur verhit. De vloeistof wordt door filtreerpapier gefiltreerd en 10 % gelatine toegevoegd. De vloeistof wordt met eiwit geklaard door filtreerpapier afgezogen en bij 4 pond druk 15 min. gesteriliseerd.

[3]) Havermoutagar. 30 Gr. Quaker-Oats wordt zoo fijn mogelijk gemalen, door 500 c.cM. koud water (zacht of regenwater) geroerd en binnenin een dubbelwandige pan geplaatst. In de buitenste pan is koud water. Dit wordt verwarmd en na 10 à 15 min. vormt zich een dun papje. 10 Gr. agar wordt toegevoegd en verhit totdat de agar geheel is opgelost. Daarna wordt in de autoclaaf gesteriliseerd.

bespreken, ging ik globaal na welke concentratie Phytophthora kan verdragen en vond dat bij zeer hooge concentraties de groei nog mogelijk was.

Bij de witte boon agar werd rietsuiker in verschillende hoeveelheden gevoegd en nagegaan hoe de groei op deze voedingsbodems was. De schimmel werd direct uit witte boon agar op de oplossingen van hooge concentratie gebracht. Toen de concentraties, die verdragen werden zeer hoog bleken, heb ik dit ter vergelijking ook voor eenige andere Phytophthoreeën nagegaan, eveneens op witte boon agar. Phytophthora faberi wilde hierop niet groeien; Phyt. nicotianae en erythroseptica zeer gemakkelijk. Tabel 1 geeft den uitslag van de proef.

TABEL 1.

Groei van Phytophthoreeën op voedingsbodems met verschillende rietsuikerconcentraties.

Rietsuiker concentratie.	Concentratie in molen	Phytophthora infestans			Phytophthora nicotianae			Phytophthora erythroseptica		
		sterk	weinig	niet	sterk	weinig	niet	sterk	weinig	niet
0 %	0	3			—			2		
10 „	0,29	3			2			1		
15 „	0,44	3			—			—		
20 „	0,58	3			2			—		
25 „	0,73	3			—			—		
30 „	0,88	3			2			2		
40 „	1,17		2	1		2			2	
50 „	1,46		3			2			2	
60 „	1,76		2	2		1	1		1	1

Het gedrag van de schimmels bleek zeer gelijk. Bij 40 % rietsuiker is duidelijk geringer groei en bij 60 % (= 1.76 normaal) is, voor zoover er groei is, deze zéér weinig. Het mycelium ligt dan geheel vlak op den voedingsbodem.

Tot bij 15 % rietsuiker vormt Phyt. infestans een normaal aantal normaal gevormde sporangiën. Bij 20 % neemt dit aantal af en bij 25 % zijn ze zeer zeldzaam. Bij hoogere concentraties werden geen sporangiën meer gevonden.

Wanneer het mycelium vanuit hooge concentraties in zuiver water wordt gebracht is het gedrag vrij verwonderlijk. Bij Phyt. infestans bij 15 % rietsuiker, bij erythroseptica en nicotianae bij 10 % barsten wel eenige draden en komen de vetdruppeltjes, welke het mycelium bevat, in de omringende vloeistof te liggen,

maar vele draden blijven ook intact. En bij de zeer hooge concentraties krijgt men hetzelfde beeld. De ongevoeligheid voor verschillen in osmotischen druk is dus wel zéér groot.

Door Lon. A. Hawkins (1910) is de grensconcentratie, die verdragen kan worden, voor eenige stoffen nagegaan bij een groep verschillende schimmels, alle parasitair. Hiertoe behooren de algemeen voorkomende Botrytis cinerea en Sclerotinia cinerea. Voor rietsuiker vindt hij ook bij bijna alle onderzochte soorten 1.8. normaal. Door Hemmi Takeno (1920) is voor Gloeosporium eveneens als grens gevonden 60—70 % rietsuiker. Deze getallen vertoonen zoo'n groote overeenstemming, dat het misschien een zeer algemeen verschijnsel is, dat schimmels dergelijke hooge concentraties verdragen kunnen.

§ 2. VOORTPLANTINGSORGANEN.

Drie verschillende onderzoekers hebben de voortplantingsorganen van Phytophthora infestans in reincultuur gevonden en beschreven: Clinton, Jones en Pethybridge.

Buiten kunstmatige voedingsbodems, dus op bladen of knollen, zijn door Clinton (1909—'10, pag. 757) zeer zelden lichaampjes waargenomen, die zeer veel op oösporen geleken; hij is echter niet overtuigd dat zij werkelijk met Phytophthora samenhangen. In het laboratorium van Jones zijn een enkele maal in culturen op rauwe aardappelen afwijkende vormen waargenomen, die op de ontwikkelingsstadiën van zijn „resting-spores" geleken. Zeker is ook hij echter niet. In het verslag van de aardappelconferentie in November 1921 in Londen gehouden is te vinden, dat Pethybridge kort geleden de duurzame oösporen ook gevonden heeft aan mycelium, dat uit stukken van aangetaste knollen was uitgegroeid. Nadere bijzonderheden daaromtrent zijn mij echter niet bekend.

Zelf heb ik ook in twee opeenvolgende zomers in culturen op rauwe aardappelen lichaampjes gezien, die onmiskenbaar de jonge vormen waren van de oögoniën, die ik later op havermout agar waarnam. Gedurende eenige overentingen op knollen kon ik deze vormen bewaren; daarna verdwenen zij. Volwassen organen kreeg ik niet. Hier ook waren er de knotsvormige met protoplasma gevulde verdikkingen der hyphen (Pl. I, fig. 1). De celwand bleef echter hyalien en de karakteristieke bruingele verkleuring, waaraan de oögoniën dadelijk te herkennen zijn (Pl. I, fig. 2) bleef achterwege. In de culturen waren ook dikwijls losliggende ronde lichaampjes te vinden met hyalienen wand en protoplasma in het midden (Pl. I, fig. 3) volkomen gelijkend

op de oösporen (Pl. I, fig. 4) en alleen den bruinen wand hiervan missend.

Op kunstmatige voedingsbodems is het veel gemakkelijker de oögoniën waar te nemen. JONES ziet zijn afwijkende vormen op aardappelgelatine en op lima-boon agar optreden; CLINTON op havermout agar en zéér zelden op lima-boon agar; PETHYBRIDGE alleen op havermout agar. Deze laatste ervaring heb ik ook opgedaan. Hoewel de culturen op witte boon agar en aardappelgelatine zeer weelderig groeiden, was van geslachtsorganen geen spoor te bekennen. Op havermout agar, waar de groei veel geringer was, traden ze een maand na de overenting op.

In het algemeen stemt wat ik waarnam overeen met de parthenogenetische oösporenvorming, die PETHYBRIDGE beschrijft. Stekels zooals JONES aan zijn „resting-spores" waarnam, zag ik nooit. Wel is de wand van het oögonium dikwijls zeer bultig en oneffen (Pl. I, fig. 5) maar de uitsteeksels zijn nooit puntig. Zekerheid over het aan- of afwezig zijn van antheridiën heb ik niet. Fig. 13 zou misschien als een antheridium te herkennen zijn, het kwam in dezelfde cultuur voor, waarin ik de overige beelden waarnam.

Wel heb ik eenige beelden waargenomen die sterk aan kieming der oösporen doen denken. In Pl. I, fig. 6 is de oöspore gedeeltelijk omgeven door den sterk bruin gekleurden oögoniumwand, waaruit de spore dicht gevuld met protoplasma gebarsten schijnt. Aan de zijde afgekeerd van die, waar het oögonium vastzat, groeit uit de spore een dicht met protoplasma gevulde buis met hyalienen wand, die geheel den indruk maakt van een kiembuis. Een dergelijk beeld geeft ook Pl. I, fig. 7. Hier weer dringt uit het bruin gekleurde oögonium een sterk met protoplasma gevulde buis met ongekleurden wand. Misschien geeft fig. 8 hetzelfde verschijnsel weer. Het eenige waarmede zoo'n buis verward zou kunnen worden is het peervormig uiteinde van het oögonium. Dit is echter wanneer de wand van de ronde opzwelling sterk bruin is, altijd ook bruin gekleurd en bevat dan weinig protoplasma (Pl. I, fig. 9).

In dezelfde cultuur waarin ik fig. 6 en 7 waarnam zag ik dikwijls twee aanzwellingen achter elkaar liggen, (Pl. I, fig. 10—12), die denzelfden vorm en grootte hadden. Hoe dergelijke beelden te verklaren weet ik niet; misschien is in fig. 12 de kiembuis, door de oöspore geleverd, tot een kiemblaas opgezwollen.

§ 3. PHYSIOLOGISCHE EIGENSCHAPPEN.

Speciale onderzoekingen over de physiologie van Phytophthora infestans vindt men bij JONES, GIDDINGS en LUTMAN (1912) en meer in bijzonderheden bij MELHUS (1915).

De gewone wijze van ontwikkeling van een sporangium in een waterdruppel is, dat hieruit zoösporen ontstaan, welke eenigen tijd rondzwemmen en daarna een kiembuis leveren. Dit verschijnsel wordt door MELHUS als de indirecte kieming beschreven. Daarnaast is het reeds lang opgemerkt, dat het sporangium zelf ook een kiembuis kan uitzenden, waarbij de zoösporenvorming dan achterwege blijft. Het is een proces dat langzamer gaat dan de kieming door zoösporen; MELHUS noemt dit de directe kieming.

MELHUS gaat na hoe de invloed van de temperatuur is op de snelheid, waarmee zoösporen in water uit het sporangium uittreden. Hij concludeert zelf dat, daar hij niet onophoudelijk observeert, de tijd waarin de zoösporen zich vormen korter kan zijn dan de opgegeven waarde, maar meent echter, dat door het groot aantal waarnemingen deze fout wel geëlimineerd zal zijn. De tijden die hij vindt bij gelijke temperatuur zijn echter zoo uiteenloopend dat het berekende gemiddelde hierdoor naar mij voorkomt aan beteekenis verliest.

Bij een veel geringer aantal druppelcultures ging ik hetzelfde na en vond in het algemeen weinig uiteenloopende en kortere ontwikkelingstijden. Hieronder geef ik naast elkaar de waarnemingen van MELHUS en de mijne. De tijden zijn steeds in uren uitgedrukt.

TABEL 2.

Duur van de indirecte kieming der sporangiën bij 2—25° C.

WAARNEMINGEN VAN MELHUS					EIGEN WAARNEMINGEN.			
Temp. ° C.	Aantal druppel culturen	Min. tijd	Max. tijd	Gem. tijd	Aantal druppel culturen	Min. tijd	Max. tijd	Gem. tijd
2—3	18	6	10	8.7	—	—	—	—
4	—	—	—	—	3	1	2	1,25
5—6	41	2.5	6	3.8	—	—	—	—
8—9	28	2	5	3	9	0.5	1.5	1
10—11	117	0.8	5	2.2	—	—	—	—
12—13	47	0.8	5	1.8	—	—	—	—
14—15	56	1	5	2.8	6	0.75	1.5	1
16—17	22	1	5	3	—	—	—	—
17—18	—	—	—	—	4	0.5	1.75	1.5
20—21	58	1	21	6.2	8	0.75	5	3.25
24—25	10	2	22	6.7	8	1.5	—	—

MELHUS concludeert uit zijn waarnemingen, dat het optimum bij 12—13° C. zal liggen bij een gemiddelden tijdsduur van 1.8 uren. In mijn geringer aantal waarnemingen komt het laagste gemiddelde van 1 uur bij 8—15° C. voor en ook weer in weinig waarnemingen eenzelfde minimum van slechts 0.5 uur bij 9 en 18° C.

In een groot temperatuur interval van 8—21° C. blijkt de zoösporenvorming binnen het uur te kunnen optreden; iets wat voor de snelle verspreiding van de aardappelziekte natuurlijk van groote beteekenis is.

MELHUS gaat na welken invloed de temperatuur heeft op de wijze van kieming — direct of indirect — en leidt af uit het waargenomen aantal direct of indirect gekiemde sporangiën, dat bij 25° C. de grens ligt, waarboven slechts directe kieming kan optreden. Van 10—25° C. kunnen beide wijzen van kiemen naast elkander bestaan, bij 23° C. ligt het optimum voor de directe kieming. Uit waarnemingen die ik bij 25° C. deed kreeg ik bij 4 druppelculturen alleen indirecte kieming, bij 11 alleen directe, bij 3 indirecte en directe kieming beide. Het maximum voor de indirecte kieming moet dus nog hooger liggen dan 25° C.

JONES (in 1912) gaat den invloed van de temperatuur op den myceliumgroei na en vindt bij culturen op lima-boon agar goeden groei bij 16—22° C. De vorming van sporangiën vermindert daarna en houdt op bij 25° C.

Bij culturen op steriel gesneden aardappels vindt hij een optimalen groei bij 16—18° C.

Bij 30° C. is geen groei meer.

Verhitting gedurende 10 minuten op 37° C. is nog onschadelijk, op 40° C. is dit doodelijk voor de schimmel.

Zelf vond ik bij vergelijking van culturen op aardappelschijven bij kamertemperatuur (± 17° C.) 20, 25 en 30° C. den snelsten groei bij 25° C.

MELHUS vindt een optimum voor de groeisnelheid der kiembuizen bij 25° C.

Hij vergelijkt nu het optimum voor indirecte kieming en dat voor de directe kieming, den groei der kiembuizen en den myceliumgroei en hij stelt vast dat verschillende levensprocessen van de schimmel geheel verschillend door de temperatuur beïnvloed worden. Lage temperatuur (onder 20° C.) is bevorderlijk voor een snelle vorming van zoösporen; hooge temperatuur (± 25° C.) geeft de grootste snelheid in myceliumgroei.

In verband hiermede is de snelle verspreiding van de infectie ook in koele zomers begrijpelijk, terwijl in vochtige hitte, de vlekken binnen bladen en knollen, wanneer deze eenmaal geïnfecteerd zijn, zich extra snel kunnen ontwikkelen.

Zeer kort geeft MELHUS aan hoe de invloed van droogte is op de kiembaarheid van sporen. Na 6 uren snel drogen van een sterk geinfecteerd blad konden de sporen niet meer tot kieming worden gebracht.

Uit eigen waarnemingen bemerkte ik dat 45 minuten open bewaren in kameratmosfeer al voldoende was om de sporen hun kiembaarheid te laten verliezen.

Ik ging ook na hoe lang mycelium op een aardappelschijf groeiend open in een kamer zijn infectiekracht kon behouden. Ik liet de glasdoos, waarin zich de schijf bevond eenigen tijd open staan en infecteerde dan een gezonde schijf met dit materiaal.

Mijn waarnemingen geef ik in de volgende tabel.

TABEL 3.

Invloed van den duur van droog bewaren op de infectiekracht van mycelium.

INFECTIES NA OPENSTAAN			CONTROLE INFECTIES VÓÓR OPENSTAAN	
Uren open	Gelukte infecties	Niet gelukte infecties	Gelukte infecties	Niet gelukte infecties
$5\frac{1}{2}$	0	2	—	—
$4\frac{1}{2}$	0	3	—	—
$3\frac{1}{2}$	5	3	8	0
$2\frac{1}{2}$	1	4	5	0
2	0	2	2	0

Droge atmosfeer werkt dus binnen $\frac{3}{4}$ uur schadelijk op de sporen en na hoogstens $4\frac{1}{2}$ uur heeft ook het mycelium zijn infectiekracht reeds verloren.

§ 4. DE PARASITAIRE UITWERKING VAN PHYTOPHTHORA OP DE AARDAPPELPLANT.

A. *Microscopisch verloop van de infectie in den knol.*

Toen ik het infectiebeeld microscopisch naging, wilde ik allereerst weten, of het mycelium in de geinfecteerde cellen duidelijk te zien is. Ik probeerde eenige kleurmethoden, die geen bevredigend resultaat gaven en vond tenslotte geheel toevallig een zeer goede, in Sudan III-glycerine, de vet- en kurkkleurstof (zie STRASBURGER Botanisches Praktikum) Het protoplasma van Phytophthora infestans is n.l. geheel gevuld met zeer

karakteristieke vetdruppeltjes van verschillende grootte, die met deze kleurstof oranje rood kleuren en zeer scherp aanwijzen, waar het mycelium zich bevindt. Het voordeel is, dat andere schimmels, die naast Phytophthora kunnen voorkomen, zooals Fusariën, deze vetdruppeltjes missen en dus niet gekleurd worden. De kleuring met Sudan III is een zeer betrouwbare microscopische controle of Phytophthora op een bepaalde plaats aanwezig is. Door de kleurmethode is het mogelijk het verloop van het mycelium na te gaan in de cellen, die nog geen pathologische kenmerken vertoonen. Zeer duidelijk is het mycelium in de intercellulaire holten te zien en dikwijls ook in klompen en draden binnen de cellen. Het blijkt dat de schimmel zich niet alleen bevindt in de normaal aanwezige intercellulaire holten, maar dat het mycelium ook de celwanden uiteen kan drukken en zich op de plaats van de middenlamel kan bevinden. Men kan dikwijls het mycelium tusschen de wanden langs eenige cellen vervolgen (zie Pl. II, fig. 14), waaruit men kan afleiden, dat de draad een aanzienlijke dikte moet hebben, omdat deze anders wel spoedig uit het gezichtsveld zou verdwijnen. Men krijgt den indruk, dat de schimmel zich sterk naar de beschikbare ruimte kan vervormen. Ook binnen de cel kan de schimmel zich sterk uitbreiden en den draadvorm geheel verliezen (Pl. II, fig. 15).

Macroscopisch is het infectiebeeld van de knol zeer bekend. Wanneer de infectie eenigen tijd geleden ingetreden is, ziet men bij het doorsnijden een bruine verkleuring, dikwijls alleen buiten den vaatbundelring.

Microscopisch verloopt de verkleuring van de bruine cellen als volgt. Enkele dagen na de infectie ziet men microscopisch de eerste bruine cellen. De inhoud hiervan is bruin en granuleus; de zetmeelkorrels zijn intact en de celwand vertoont geen afwijking. Spoedig daarop kleurt zich dikwijls de middenlamel van eenige zieke cellen scherp bruin (Pl. II, fig. 16). Na kleuring met gentiana-violet-ammoniak blijkt de middenlamel verkurkt te zijn. Vele celwanden van zieke cellen blijven echter kleurloos. Is de infectie ouder, dan is soms de celwand geheel bruin gekleurd, soms ongekleurd. In beide gevallen blijken na kleuring de wanden gewoonlijk verkurkt te zijn. Na langen tijd — meer dan 3 weken — verkurken gewoonlijk de wanden van eenige omgevende celrijen zonder dat deze cellen zelf degenereeren (Pl. II, fig. 17), en soms is het slot van het infectiebeeld, dat zich wondkurk, d.w.z. nieuw gedeelde cellen zonder intercellulaire holten rond de wond gevormd heeft (Pl. II, fig. 19).

In de bruine cellen en soms in de cellen met verkurkten wand daarbuiten is nog mycelium te zien (Pl. II, fig. 17). Wanneer

werkelijk wondkurk was gevormd, zag ik daarin nooit schimmeldraden. Dit mycelium op de grenslaag van gezond en ziek weefsel blijft in leven en in het voorjaar is bij opensnijden van zieke knollen hieruit nog Phytophthora te kweeken, wanneer tenminste opvolgers Phytophthora niet geheel verdrongen hebben.

Zijn er bepaalde weefsels, waarin de schimmel niet groeien kan?

In de kurklaag is om te beginnen nooit iets van mycelium waar te nemen.

Zeer dikwijls ziet men de bruinkleuring der cellen ophouden juist op de grens van een vaatbundel, en hierin is dan ook nooit mycelium te vinden. Phytophthora is een echte parenchymgroeier, waarin hij de wijde intercellulaire holten vindt of deze nog verruimt.

Van belang is de vraag in hoeverre het mycelium in de knoppen kan groeien. Bij zieke knollen is een zeer algemeen beeld, dat op eenige m.M. afstand van den knop de bruinkleuring ophoudt. Gaat men dit microscopisch na, dan ziet men dikwijls hier op de grens van het zieke en gezonde weefsel een zeer sterke wondkurkvorming (Pl. II, fig. 19). Herhaaldelijk vond ik in den verderen knol op de grens van het zieke weefsel dan geen of nog geen wondkurkvorming, zoodat het mogelijk is, dat in de jonge cellen rond den knop dit sneller gebeurt en het mycelium daarom dicht bij den knop sterker wordt tegengehouden. Een tweede reden waarom het indringen moeilijk is, zal wel daarin bestaan, dat in de naaste omgeving van de knop de vaatbundels als in een kegelmantel samen komen en hierdoor de knop beschermd wordt.

Maar naast den knop, die in een gezonde enclave midden in het zieke gebied ligt, kent men toch ook het feit, dat de knoppen geheel verdrogen in een zieke plek; ze zijn dan natuurlijk van elken toevoer afgesneden.

Een enkele maal observeerde ik in een cultuur op een aardappel, dat Phytophthora uit een zeer jongen knop naar buiten groeide. Microscopisch was waar te nemen dat het mycelium dan nog in zeer jong weefsel groeien kon. In Pl. II, fig. 20 en 21 is in schematische teekeningen van knoppen aangegeven, op welke plaats het mycelium nog te zien was. Het feit dat de knoppen en de omgeving der knoppen veelal niet besmet worden zal dus wel toe te schrijven zijn aan een positief verweer van de aardappel en niet aan het feit dat in meristematisch weefsel Phytophthora niet groeien kan.

Hier wil ik er reeds even den nadruk op leggen, dat ik in de

vele cultures die ik onder de oogen kreeg, nooit een zieken knop zich verder zag ontwikkelen; zieke spruitjes uit een zieke plek gegroeid kwamen nooit voor.

B. *Vergelijking van het macroscopisch infectiebeeld in bladen en knollen.*

Wanneer men het infectiebeeld op aardappelbladen en op knollen vergelijkt, dan treft in het verloop een eigenaardig verschil.

Het verloop op de bladeren is dat van zooveel schimmelinfecties: de kiembuis dringt in het blad, het mycelium groeit daarin verder en de groei van de schimmel wordt snel gevolgd door de zwartkleuring als gevolg van het afsterven der cellen. Dezelfde zwartkleuring toch kan men zien ontstaan op de grens van dood en levend weefsel wanneer men de top van een aardappelblad even in de vlam houdt. De necrobiotische laag door Beyerinck (1900) beschreven, ontstaat dan, waarin de cellen dood zijn maar de enzymen nog werkzaam. In deze grenslaag kan men de werking van de enzymen zichtbaar maken, die in het blad aanwezig zijn, maar in het levende blad door protoplasma wanden gescheiden zijn. Buiten deze zwarte vlek groeit de schimmel door en waar de cellen dood zijn treedt de zwartkleuring op. Toxische werking op afstand treedt niet op. De verkleuring breidt zich centrifugaal uit.

Bij de knolinfectie kan een geheel ander infectiebeeld optreden. De schimmeldraden kunnen dikwijls meer dan 1 c.M. ver naar binnen dringen, zonder macroscopisch eenige verandering teweeg te brengen. De eerste dagen na de infectie ziet men bij doorsnijding van de knol niet hoever de infectie is doorgegaan. Daarna echter treedt in den knol een scherpe donkerbruine scheidingslaag op, die macroscopisch de grens aangeeft tot hoever de infectie is gegaan. Door deze laag wordt een gebied afgesloten en in dit gebied breidt de verdere bruinkleuring zeer dikwijls vanaf de grenslaag uit, dus in een richting tegengesteld aan die van de oorspronkelijke mycelium-uitbreiding. Microscopisch vertoont deze grenslaag hetzelfde beeld als alle bruin verkleurde celcomplexen.

In den knol kan echter de bruine verkleuring ook wel ongeveer de uitbreiding van de infectie volgen; hier is de schimmel dan meestal een eind verder dan het macroscopisch zieke deel.

Beide infectiebeelden komen dikwijls naast elkaar in een zieken knol voor.

Het eerst beschreven infectiebeeld geeft geheel den indruk, dat het ontstaan van de bruine grenslaag een afweerreactie

is van de aardappelknol, geen gevolg van het afsterven der cellen. De bruine kleur toch treedt dan het eerste op op de plaats, die de schimmel het laatst bereikt heeft, terwijl de cellen die reeds veel vroeger omwoekerd waren, nog onveranderd zijn van kleur.

Door een eenvoudigen kunstgreep kan men de schimmel door den geheelen knol laten groeien zonder dat bruinkleuring of verkurking der doorwoekerde cellen optreedt, in het kort, zonder eenige macroscopisch waarneembare afwijking door de infectie veroorzaakt.

In plaats van de gewone wijze van steriliseeren te gebruiken — n.l. het brengen van de knol in een 0.1 % sublimaatoplossing — moet men den geschilden knol in alcohol 90 % onderdompelen, afbranden en daarna infecteeren. Terwijl het mycelium in deze knollen sterk en vlug groeit, schijnt de aardappel door het behandelen met alcohol een dusdanige verandering te hebben ondergaan, dat de verschillende reacties — bruinkleuring der celinhoud, verkurking en wondkurkvorming — niet meer optreden, en de schimmel zich zonder eenige macroscopisch waarneembare verandering in den knol verspreidt.

De werking is in allen geval aan de alcoholbehandeling toe te schrijven; afbranden zonder alcoholbehandeling en daarna infecteeren geeft het gewone infectiebeeld. Door de alcoholbehandeling, die altijd korter dan één minuut duurde is een blijvende verandering in den knol opgetreden; wanneer men n.l. den geschilden en in alcohol afgebranden knol 2 dagen in een glasdoos laat liggen en daarna infecteert, krijgt men hetzelfde beeld: doorgroeiing zonder bruinkleuring.

In Pl. I, fig. 1 zijn naast elkaar 2 knollen gefotografeerd, die op denzelfden dag geinfecteerd zijn; de eene in sublimaat behandeld, vertoont na doorsnede een sterk bruine verkleuring (I), de andere met alcohol behandeld is volkomen onverkleurd (II en III). Uit de eene helft van deze laatste, die 2 dagen in een glasdoos is bewaard, is het mycelium echter zeer sterk naar buiten gegroeid (II); de andere helft is voor den tweeden keer afgesneden en geheel onverkleurd.

In deze eenvoudige behandeling heeft men een manier om in het ziektebeeld, dat Phytophthora op den aardappelknol veroorzaakt het aandeel van de parasiet en het aandeel van den gastheer te scheiden. Het blijkt wel zeer duidelijk, dat de bruinkleuring niet door een toxine werking van de schimmel wordt teweeg gebracht.

HOOFDSTUK II.

EENIGE BIOLOGISCHE WAARNEMINGEN AAN DE AARDAPPELPLANT.

§ 1. HET ONTSTAAN VAN WORTELTJES AAN DE KNOLLEN.

De aardappelknol is het klassieke voorbeeld van de gemetamorphoseerde spruit. In sterk gedrongen en verdikten vorm is deze er in weer te vinden; wat echter aan den knol gewoonlijk ontbreekt zijn de adventiefwortels, die aan de spruit geregeld voorkomen. Gewoonlijk ontstaan daaraan drie worteltjes in den bladoksel boven den knop. (H. DE VRIES: „Keimungsgeschichte der Kartoffelknollen", 1878).

Door VÖCHTING in „Zur Physiologie der Knollengewächse" (1900) wordt opgegeven: „die Kartoffelpflanze ist unfähig Wurzeln zu bilden; in den zahlreichen Kulturen die seit vielen Jahren angestellt wurden, beobachteten wir nur ein einziges Mal das Auftreten einer zarten Wurzel an einer Knolle" en GOEBEL in „Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen" zegt: „aber Wurzeln entstehen hier am basalen Ende nicht, da der Kartoffelknolle die Fähigkeit der Bewurzelung — wenigstens nach den bis jetzt vorliegenden Tatsachen — überhaupt abgeht."

Toch heb ik in twee achtereenvolgende zomers het optreden van worteltjes aan de knollen waargenomen.

In 1920 in een zeer natten zomer vond ik ze aan één plant, een Zeeuwsche Blauwe. In 1921, toen na lange droogte eenige regen gevallen was, zag ik half Augustus, dat aan tal van knollen van tal van soorten worteltjes waren gegroeid.

Voor zoover ik er speciaal op gelet heb, ontstonden zij altijd aan het eerste oog aan de navelzijde. In het midden is de gewone knop en aan beide zijden hiervan op ± 2 m.M. afstand, ontstaan in kleine holten twee zeer fijne worteltjes, die ongeveer 5 c.M. lang worden. Een enkele maal ontstonden drie worteltjes, een boven den knop, waardoor het beeld nog grooter overeenkomst

vertoonde met de plaatsing van de wortels aan de spruiten. Een enkele maal waren alleen kleine holten te zien met een kleine wratvormige verdikking in het midden, zonder dat de worteltjes waren uitgegroeid, maar bij vele knollen was niets van het heele verschijnsel waar te nemen. Vóór het zichtbaar worden van de worteltjes heb ik de knollen niet nagegaan, zoodat ik niet weet of vóór de ontwikkeling het verschil in aanleg al te zien was.

Vermoedelijk is het verschijnsel niet zoo heel zeldzaam, omdat de weersgesteldheid in de twee opeenvolgende zomers, waarin ik het kon waarnemen, zoo uiteenloopend was. Door het plotseling optreden van de worteltjes en door het feit dat zij zoo dun zijn, zoodat zij aan bewaarde knollen moeilijk waar te nemen zijn, zijn ze waarschijnlijk aan de waarneming ontsnapt.

Maar het is merkwaardig dat aan een bepaalden knop de knol zoo sterk zijn afkomst uit een spruit verraadt.

§ 2. KURKCAMBIUMLAAG.

Wanneer de knollen nog niet rijp zijn, is de schil zeer gemakkelijk van het onderliggende parenchym te scheiden en ieder kent de jonge aardappelen, die niet „geschild" maar „geschraapt" worden. Dit verschijnsel wordt veroorzaakt, doordat de kurkcambiumlaag dan nog functionneert en de scheiding van kurk en parenchym door een laag zeer dunwandige cellen gevormd wordt. (Pl. III, fig. 22). Is de knol eenmaal rijp, dan zijn de cellen uit de kurkcambiumlaag niet meer meristematisch en het laagje van minimumweerstand ontbreekt (Pl. III, fig. 23).

In het vervolg zal ik met onrijpe knollen altijd die bedoelen, welke nog gemakkelijk geschraapt worden; met rijpe die, waar de kurklaag niet meer van het parenchym te scheiden is.

§ 3. WANNEER ONTSTAAT HET VERSCHIJNSEL „KURKSCHILFERTJES" OF „RUWHEID"?

Zeer dikwijls zijn de knollen bedekt met regelmatig verloopende kanalen, scheuren in de schil, die echter weer geheel met kurk bedekt zijn (Pl. IV, fig. 2, nr. 1). Scheurt men bij onrijpe knollen de schil op zulke plaatsen af, dan blijkt deze toch geheel samenhangend te zijn, zonder openingen. Dikwijls vormen die kanalen een geheel netwerk over den knol (Pl. IV, fig. 2, nr. 2), de ontsloten vakjes blijven dan onverdikt. Het allersprekendst is het verschijnsel, wanneer op de gewone kurklaag kleine losse schubbetjes schijnen te liggen (Pl. IV, fig. 2, nr. 3). Wanneer men de

schubbetjes tracht weg te nemen, blijken zij ook met de overige kurklaag samen te hangen.

Dit verschijnsel wordt in de vragen en mededeelingen van den Phytopathologischen Dienst, nr. 9: Ziekten van de Aardappelknollen, „Kurkschilfertjes" of „Ruwheid" genoemd en er wordt bijgevoegd, dat het waarschijnlijk toe te schrijven is aan den druk, die de zich uitzettende knol op de schil uitoefent.

In WOLLENWEBER: „Der Kartoffelschorf" wordt het verschijnsel beschreven als „nicht parasitärer Scheinschorf", maar de oorzaak ervan wordt niet duidelijk aan het licht gebracht.

Verschillende soorten werden in 1921 op het proefveld van het Laboratorium voor Plantenziekten „Java" gekweekt op zeer hoog liggend terrein en eenige soorten in den Hortus Canton's Park op wat lager liggend terrein. In de eerste helft van Augustus viel na een zeer lange droogteperiode eenige regen. In „Java" was daarna aan de knollen geen groei meer te zien, zij waren noodrijp; in Canton's Park was na half Augustus de knolopbrengst zeer toegenomen.

19—24 Augustus ging ik na in hoeverre verschillende soorten in „Java" en Canton's Park schubbige schillen hadden en vond:

	SCHUBBIG	MATIG	GLAD
Canton's Park	7 soorten	3 soorten	11 soorten
Java	1 „	3 „	6 „

De groeiende knollen vertoonden het verschijnsel dus veel sterker. Paul Kruger, die op „Java" en op Canton's Park gekweekt werd, gaf op „Java" geheel gladde knollen (Pl. IV, fig. 2, nr. 4) en in Canton's Park geschubde. Alle vier foto's zijn van Paul Kruger op hetzelfde tijdstip genomen.

De kurkschilfertjes ontstaan dus onafhankelijk van de soort, maar hangen samen met de groeisnelheid, die door uitwendige omstandigheden beinvloed wordt.

Midden Augustus vergeleek ik bij verschillende soorten de mate van rijpheid en de toestand van den schil.

9 soorten waren schubbig en onrijp.

2 soorten waren glad en rijp.

Wanneer enkele knollen gedeeltelijk schubbig waren, waren dat ook de deelen, die geschraapt konden worden.

Er was dus een duidelijke samenhang tusschen de mate van rijpheid van den knol en de vorming van schubben op de schil.

§ 4. HET UITLOOPEN VAN DE KNOLLEN.

Het uitloopen van de knollen is een proces, waarbij zooals in zooveel biologische processen de tijdsfactor de belangrijkste rol speelt.

Normaal is tot ongeveer begin Januari geen of zeer geringen groei in de knollen te zien en dan plotseling strekken de knoppen zich en ziet men de spruiten groeien aan knollen onder de meest verschillende omstandigheden — bewaard in den kelder of in schijven gesneden en warm gezet om als cultuurbodem te dienen. De groei bij die verschillende temperaturen gaat niet even snel, maar het aanbreken van den groei is gelijktijdig.

In 1919 en 1920 trachtte ik in October en November op verschillende wijzen de oogen te forceeren. Knollen werden eenige uren in aetherdamp gebracht, andere vochtig en warm in een kas te kiemen gelegd; sneewonden onder de oogen werden aangebracht. Sommige knollen werden op een temperatuur gebracht die zij nog juist zonder schade verdragen kunnen (3 uur bij 45° C., 20 uur bij 43° C.), maar op geen van deze wijzen was eenig verschil met controle knollen teweeg te brengen.

In 1921 was het beeld echter geheel anders. De zomer was buitengewoon warm en droog en in het gebruikte proefveld waren de planten abnormaal vroeg afgestorven en de knollen klein en noodrijp. In September waren aan de knollen al kleine spruitjes te zien en 3 October was er buiten uit de jonge knollen al opslag gegroeid, tot flink bebladerde plantjes. Eenige jonge knollen in de warme kas geplant, leverden 16 December al jonge knolletjes van 3—4 c.M. lengte.

Praktisch is bekend, dat na een drogen zomer er groote kans is, dat de knollen veel vroeger uitloopen dan normaal, wat voor het bewaren natuurlijk zeer ongunstig is en in 1921 was dit verschijnsel bizonder sterk te zien.

Bij proeven over het „trekken" van knollen moet men dus sterk in het oog houden onder welke omstandigheden de knollen gegroeid zijn, daar dit de resultaten sterk zal kunnen beinvloeden.

Schmid (1901) gelukte het, knollen direct na het oogsten te laten spruiten. Het succes schrijft hij toe aan de gevolgde methode: veel lucht, warmte en directe lichtbestraling, maar, daar zijn proeven slechts over één jaar loopen, is het niet gezegd, dat de methode altijd succes zou hebben.

Klebs in „Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen", pag. 139, slaagt er in jonge knolletjes, in den winter getrokken, in het voorjaar direct te laten uitloopen.

De knollen, die deze planten in den zomer leverden, vertoonden

weer de gewone rustperiode. Zijn conclusie is: bij het laatste narijpen van zieke organen ontstaan pas de „innere Hemmungen" die een onmiddellijken groei verhinderen.

Het gedrag van de knollen in 1921 is hiermee wel in verband te brengen.

Telkens is de waarneming gedaan, dat Phytophthora zieke knollen vroeger en sterker uitloopen dan gezonde. Ter vergelijking legde ik in 1920 6 gezonde knollen en 7 zieke vochtig bij kamertemperatuur. Na 26 dagen was het gewicht van de spruiten per aardappel bij de zieke 0.52 Gr., bij de gezonde 0.08 Gr. De infectie heeft dus een sterk versnellenden invloed gehad.

§ 5. DE TYROSINASE REACTIE BIJ DE KNOLLEN.

Behalve het periodieke verschijnsel van het „spruiten" van de knol is er een tweede verschijnsel, dat aan hetzelfde seizoen gebonden schijnt.

In 1919 en 1920 is mij opgevallen, dat, wanneer men in het najaar knollen aan de lucht doorsnijdt, deze niet verkleuren. Omstreeks Januari echter begonnen bij deze behandeling zij sterk rood aan te loopen. Deze reactie op zichzelf is bekend, onder invloed van de tyrosinase oxydeert de tyrosine tot melanine.

Mededeeling over eenige periodiciteit er in heb ik echter alleen kunnen vinden in een onderzoek van Hugo Hahn: „Die Melaninbildung im Autolysierenden Kartoffelpreszsaft". Hij nam het verschijnsel in het najaar waar, in het voorjaar niet, wat met mijn ervaring niet overeenkomt.

Of er eenig verband bestaat tusschen de sterkere tyrosinase reactie en het uitloopen der spruiten weet ik niet, hoewel het niet onmogelijk zou zijn daar de tyrosinase reactie samen moet hangen òf met een grooter gehalte aan tyrosine òf aan tyrosinase, twee omstandigheden, die met de eiwit-omzettingen verband houden.

Opvallend is het, dat in gezonde weefsels van zieke knollen de roodkleuring altijd veel vroeger en sterker optreedt dan in gezonde knollen.

In 1921 was de roodkleuring al in den zomer telkens te zien, zoodat de daaropvolgende winter er zich niet toe leende de waarnemingen exacter te vervolgen. Echter is het optreden van dit verschijnsel op zichzelf ook opvallend bij de knollen, die later bleken zoo vroeg uit te loopen.

§ 6. BACTERIËNGROEI IN DE KNOLLEN.

De infectie door Phytophthora infestans wordt altijd gevolgd door allerlei micro-organismen — schimmels en bacteriën. Uit dit bacteriënmengsel zijn altijd zeer algemeen voorkomende soorten te kweeken, Bacterium fluorescens, B. aerogenes, B. herbicola. Wanneer men deze zelfde soorten bij kamertemperatuur op een aardappelschijf uitstrijkt, krijgt men geen groei. Zij kunnen zich dus pas ontwikkelen als de aardappelcellen reeds gedesorganiseerd zijn; parasitair zijn ze niet.

Bij hoogere temperatuur krijgt men een ander beeld. Bij 20° C. waren de onderzochte Bacterien, B. herbicola, B. aerogenes en B. flourescens nog niet in staat rotting te veroorzaken; bij 25° C. gelukte het met B. fluorescens een enkele maal, bij 30° C. met B. herbicola en B. fluorescens meermalen, een aardappelschijf tot rotting te brengen.

Hoewel de aardappel bij die temperatuur zeker in leven is en de nieuwvorming van cellen in de wondkurk nog ongestoord is, schijnt de resistentie tegen een aanval van buiten toch verminderd.

Hetzelfde verschijnsel ziet men, wanneer aardappelknollen ongesteriliseerd bij hooge temperatuur in glasdoozen bewaard worden. Ik kreeg rotting:

bij 20° C. bij 7 knollen niet;
bij 25° C. bij 4 knollen wel, bij 7 knollen niet.
bij 30° C. bij 2 knollen wel, bij 1 knol niet.

Deze hooge temperaturen blijken dus zeer schadelijk voor het bewaren van aardappelen en het hevige natrot, dat soms in aardappelkuilen kan ontstaan, zal wel het gevolg zijn van broeiwarmte door een begin van rotting veroorzaakt.

HOOFDSTUK III.

HOE OVERWINTERT PHYTOPHTHORA INFESTANS EN WAARVANDAAN KOMT IN DEN ZOMER DE EERSTE INFECTIE?

§ 1. GROEIT HET MYCELIUM VANUIT DEN ZIEKEN KNOL IN DE SPRUIT?

Het is een algemeen bekend verschijnsel, dat bij vochtig weer plotseling overal, waar aardappelen groeien, de aardappelziekte optreedt. Vanwaar echter het infectiemateriaal in het allereerste stadium van de ziekte komt, is een open vraag, die op tal van wijzen, maar nooit afdoende is beantwoord.

In 1861 deelt DE BARY mee, dat hij gezien heeft, hoe het mycelium van Phytophthora vanuit een zieken knol in de zich ontwikkelende spruit kan groeien en hij geeft als zijn meening het zeer waarschijnlijk te achten, dat de ziekte door de zieke poters in den zomer weer in de akkers wordt gebracht.

In 1875 komt hij op deze kwestie terug. In de tusschenliggende jaren was veel twijfel opgekomen over de waarheid van deze opvatting en hij herhaalt zijn proeven over het uitgroeien van zieke spruitjes. Bij kunstmatige infectie van 50 knollen krijgt hij aan één knol 6 zieke spruitjes.

In 1876 verschijnt van PRINGSHEIM een samenvatting van de onderzoekingen over aardappelziekte in Duitsche proefstations sinds 1862 verricht. Het resultaat van de proeven over dit onderwerp was, dat 22 zieke knollen alle gezonde planten gaven en aan 40 kunstmatig geinfecteerde knollen slechts gezonde loten groeiden.

Het zelfde vraagstuk vat CLINTON aan in 1905. Hij poot zieke en gezonde knollen en neemt het eerste optreden van de aardappelziekte waar aan planten uit de meest ziektevrije poters gegroeid. Jonge zieke spruitjes, die als infectiebron hadden kunnen optreden, waren in het land niet te vinden.

In 1911 publiceert PETHYBRIDGE een stuk hierover. Hij heeft

een veldproef genomen, waarbij 132 zieke poters 53 planten leverden, die alle laat ziek werden.

Tegenover al deze waarnemingen, die de onwaarschijnlijkheid aantoonen van besmetting van spruitjes vanuit den zieken knol, staan de waarnemingen door MELHUS gedaan en in 1915 gepubliceerd.

Volgens hem is de kans van besmetting groot bij hooge temperatuur. Aan 39 knollen, die hij bij 23—27° C. laat uitloopen, groeien 22 zieke spruitjes, alle uit een geinfecteerd deel van de aardappel uitgeloopen.

Tweemaal ziet hij bij de knollen, die hij onder aarde heeft laten uitloopen, een ziek spruitje boven den grond uitkomen.

In een serie veldproeven vindt hij bij het uitplanten van 1200 zieke knollen 9 maal een ziek lot, dat uit de aarde groeit. Elk hiervan wordt een centrum van infectie voor zijn buurplanten. MELHUS is dan ook een overtuigd aanhanger van de oorspronkelijke hypothese van DE BARY.

Eigen waarnemingen over deze vraag.

In 1919 plantte ik bij elkaar 70 Phytophthora zieke knollen. Een derde deel hiervan kwam niet op en de overige ontwikkelden zich tot zeer krachtige planten. Van het optreden van zieke spruitjes of een zich verspreiden van de ziekte vanaf deze zijde van mijn proefveld naar de overige planten was geen sprake.

In een stadstuin, waar geen buurbesmetting te vreezen was, pootte ik 23 zieke knollen en 10 gezonde. De planten uit de gezonde knollen werden het eerste ziek en deze planten besmetten de overige.

Duidelijk kon ik in dat jaar door dagelijksche waarnemingen in mijn proefveld het infectiebeeld zien van een plant, die het allereerst de ziekte vertoonde. 23 Juli vond ik een plant met één kleine zwarte vlek op een van de bovenste bladeren. Ik nam de plant op om den moederknol na te gaan, die, zooals dikwijls het geval is, geheel bacterierot bleek. Van zieke spruiten was geen spoor te bekennen. De plant zelf nam ik in mijn laboratorium na verwijdering van het zieke blaadje. Twee dagen later waren meer bladeren aan de plant ziek. 28 Juli vond ik de ziekte sporadisch over het heele proefveld verspreid. Van elke plant waren maar enkele blaadjes aangetast, meestal de bovenste. In de omgeving van de eerste zieke plant was de verspreiding wat dichter, hoewel deze door het opnemen als infectiebron uitgeschakeld was geweest.

Dit ziektebeeld geeft geheel den indruk van een besmetting der aardappelplanten van buitenaf. Wanneer men aanneemt, dat de besmetting vanuit den eventueel zieken poter zou zijn ont-

staan, kan men niet verklaren, hoe bij uitsluiting van buurbesmetting de infectie eenige dagen later over het heele land verspreid was.

In omgevende uitgestrekte aardappellanden was 28 Juli de ziekte overal zeer verspreid te constateeren. Pleksgewijs was soms de verspreiding wat dichter.

In 1920 pootte ik in het proefveld in Halfweg weer 108 zieke knollen bij elkander. De planten waren wat achter in ontwikkeling bij de overige planten, die uit gezonde poters gegroeid waren en de ziekte trad er pas laat in op. Weer was er geen sprake van, dat de zieke poters een infectiehaard waren, van waaruit de infectie zich over het veld verspreidde.

De zieke poters waren bij mij dus nooit een aantoonbare bron van besmetting.

In 1920 plantte ik in denzelfden tuin, waarin in 1919 aardappelen hadden gestaan, 80 nauwkeurig nageziene met sublimaat gesteriliseerde poters. Deze planten werden op denzelfden dag ziek, waarop ik ook in de omgeving van Den Haag het begin van infectie waarnam. Hier is het geheel uitgesloten, dat de ziekte door een geinfecteerde poter werd meegenomen en door het geisoleerd liggen van den tuin was infectie vanuit buurakkers niet mogelijk.

Een dergelijk verschijnsel heb ik in den hortus van het Laboratorium voor Technische Botanie in Delft waargenomen. Hier ook werden 240 nauwkeurig geinspecteerde gezonde knollen gepoot op grooten afstand van aardappelakkers en hier ook trad de ziekte normaal op.

Het is dus zeer goed mogelijk, ook wanneer geen zieke knollen tusschen de poters aanwezig waren en buurbesmetting verhinderd wordt, dat de ziekte in een akker optreedt.

Als bezwaar tegen de hypothese van besmetting door uitgroeiing van mycelium in de loten is vooral door PETHYBRIDGE (1911) en ERIKSSON (1916) naar voren gebracht, dat de ziekte meestal pas optreedt, wanneer de aardappelplant reeds zijn volle ontwikkeling heeft bereikt. Vroeger uitbreken is een uitzondering. In Nederland is dit in 1920 gebeurd, toen in de eerste dagen van Juni al Phytophthora voorkwam.

Het lijkt zeer onwaarschijnlijk, dat bij voorkomen van Phytophthora op de jonge spruitjes de epidemie zich dan ook niet vroeg over de jonge planten zou verspreiden. Bij kunstmatige infectie blijken de jonge planten n.l. even vatbaar als volwassen (zie pag. 43).

Een door mij genomen proef wijst er op, dat men de verklaring hiervan niet in de mogelijkheid moet zoeken, dat dergelijke

zieke spruitjes zeer lang infectueus zouden zijn en bij verder gunstige condities pas later hun besmettelijkheid zouden toonen. 6 Juli 1921 pootte ik 4 Eigenheimers en 4 Zeeuwsche Blauwen met aan elk eenige kunstmatig geinfecteerde spruitjes in potten en zette deze buiten. De zomer was buitengewoon warm en droog. Er ontwikkelden zich gezonde planten. De zieke spruitjes, die boven de aarde uitstaken, ontwikkelden zich niet verder dan eenige centimeters en bleven als zwarte stompjes staan. 18 Augustus besproeide ik de potten sterk en plaatste hen onder klokken. 24 Augustus waren bij sommige planten door de sterke warmte en vocht hypertrophieën ontstaan op de bladeren, maar bij geen een was de infectie doorgegaan. Een van deze planten werd gefotografeerd (Pl. IV, fig. 2). Aan den basis ziet men de eenige centimeter hooge geinfecteerde spruitjes.

De zieke spruitjes bleken hier dus geen bron van besmetting te zijn gebleven en waren ook geen gevaar, toen de planten kunstmatig in een zeer vochtige atmosfeer werden gebracht.

De proeven van Melhus, waarbij hij zieke knollen bij hooge temperatuur heeft laten uitloopen, heb ik herhaald.

In Februari 1920 heb ik zieke knollen in aarde in een kas gelegd, waar de temperatuur wisselde van 13—21° C. Na een maand was onder de jonge spruitjes geen enkele te vinden, dat door Phytophthora besmet was. Wel vertoonden enkele spruitjes bruine verrotte vlekjes, maar noch macroscopisch na vochtig bewaren noch microscopisch was hierin Phytophthora te ontdekken.

In Maart 1920 heb ik 26 Zeeuwsche Bonten in een oog geinfecteerd en nadat Phytophthora opkwam werden deze in potten in een kas gezet bij een temperatuur van 21—26° C. dus bij dezelfde temperatuur, waarbij Melhus zijn zieke spruiten zag groeien. Na zes weken waren dit flinke planten. Na uitgraven bleken 13 knollen gezond te zijn, dus bij deze was de infectie door het oog niet naar binnen gegaan; 10 knollen waren geheel bacterierot en in 3 was nog duidelijk de Phytophthora-aantasting te zien. Op enkele spruitjes waren bruine vlekjes en bij een was het deel van de spruit, dat aan de knol grenst, verrot. Na deze in een vochtige doos te hebben gelegd, was noch macroscopisch noch microscopisch iets van Phytophthora te ontdekken.

In April 1921 nam ik dezelfde proef nogmaals bij 24° C. Ik gebruikte voor de proef 28 Blauwen, die ik in een gemaakte snede infecteerde en nadat Phytophthora door de sneevlakte naar buiten was gegroeid in sublimaat legde, om een infectie van de spruiten buitenom zooveel mogelijk te voorkomen. Na een maand hadden 11 knollen jonge planten geleverd. Het resul-

taat was gelijk aan dat van de voorafgaande proeven, alles Phytophthora-vrij en enkele spruitjes bacterierot.

Daar boven 25° C. allerlei bacterien gemakkelijk op den gezonden, aardappelknol groeien, is het niet te verwonderen, dat bij deze proeven bij hooge temperatuur zooveel bacterierot voorkwam.

De samenvatting van deze proeven is, dat 67 geinfecteerde knollen bij omstreeks 25° C. te kiemen gelegd, geen enkel Phytophthora-ziek spruitje hebben opgeleverd.

Mijn resultaten stemmen dus volstrekt niet overeen met die van MELHUS.

Behalve deze proeven bij hooge temperatuur heb ik gedurende twee winters tallooze cultures van Phytophthora aangezet, daar dit altijd de snelste manier is om groote hoeveelheden schimmel beschikbaar te hebben. De geinfecteerde knollen stonden in glasdoozen bij kamertemperatuur en veelal hield ik ze eenige weken aan. In het voorjaar ontwikkelden zich de spruiten onder die condities sterk en nooit zag ik bij al deze cultures een uitgroeien van het mycelium in de jonge spruit. Natuurlijk werden de spruiten meermalen besmet door de sporen, die zich op de infectiesnede ontwikkelden; een infectie echter van binnenuit nam ik nooit waar.

Uit de laboratorium- en veldproeven trek ik de conclusie, dat infectie van de spruit vanuit de zieke poter zeker niet de normale weg is, waarlangs de ziekte in den zomer het eerste optreedt.

§ 2. KAN DE SCHIMMEL LATENT IN DE ZICH ONTWIKKELENDE SPRUIT BESTAAN?

MASSEE in 1906 stelt de zeer slecht gefundeerde hypothese, dat de schimmel in spruiten uit zieke knollen gegroeid, latent aanwezig zou zijn en bij gunstige condities zich plotseling zou openbaren.

ERIKSSON doet hieromtrent nadere proeven. Hij observeert nauwkeurig zijn aardappelen om het primaire ziektebeeld waar te nemen. Wanneer hij de allereerste zwarte vlekjes ziet optreden, maakt hij van stengels en bladstelen van deze planten doorsneden, om na te gaan of het mycelium hierdoor gegroeid zou zijn tot aan de zieke vlekjes. In microtoom-doorsneden is nergens een spoor van mycelium te vinden. Een aanwezig zijn van mycelium zonder ziektesymptomen valt hier dus niet te constateeren. Dit verschijnsel is wel bekend bij verschillende Peronosporaceae (DE BARY 1863, MELHUS 1915).

ERIKSSON zelf beschouwt deze waarneming, dat mycelium

in oogenschijnlijk gezond weefsel niet aan te toonen is, als een steun voor zijn mycoplasmatheorie. Dit is de hypothese, dat protoplasma van gastheer en parasiet zich zouden kunnen mengen; de parasiet zou op deze manier onzichtbaar aanwezig kunnen zijn en bij verzwakking van de voedsterplant of onder gunstige omstandigheden voor de parasiet zich tot een normaal georganiseerde schimmel kunnen ontwikkelen. ERIKSSON meent dergelijke stadiën, waarbij ook oögoniën en antheridiën binnen de aardappelcellen te zien zouden zijn, te hebben waargenomen; de microfotografieën, die hij geeft, zijn echter weinig overtuigend. Men krijgt den indruk, dat met deze hypothese alleen bereikt wordt, dat een wonder — het onnaspeurlijk optreden van de ziekte — door een nog grooter wonder — het verliezen en weer vinden van eigen individualiteit van de parasiet — wordt verklaard.

In 1921 heb ik een poging gedaan de houdbaarheid van de mycoplasmatheorie aan een proef te toetsen. In 1920 had ik n.l. Blauwen en Muizen geoogst op een oogenblik dat in deze akkers, nog nergens ziekte in het loof te zien was. Daarnaast had ik knollen van dezelfde soorten geoogst op een tijdstip, dat de ziekte in alle planten reeds lang verspreid was. In 4 afzonderlijke perceelen op vrij grooten afstand van andere aardappelplanten liet ik deze knollen uitpoten met het doel waar te nemen in welke perceelen de ziekte het eerst zou optreden. Is de theorie van ERIKSSON juist, dan zouden de ziektevrij gerooide knollen nooit het eerste ziek hebben kunnen worden.

Daar 1921 door abnormale droogte tot eind Augustus in ons heele land geen Phytophthora te zien gaf, stierven deze planten af zonder mij een antwoord op mijn vraag te hebben gegeven.

§ 3. WORDT PHYTOPHTHORA AAN DE BUITENZIJDE VAN DE POTERS IN DEN AKKER GEBRACHT?

In 1920 nam ik drie series infectieproeven om te weten of steriliseeren van het uitwendige van de knollen eenigen invloed heeft op het tijdstip van uitbreken van de ziekte.

1e proef. In Baarn in den Hortus Canton's Park op ongemesten grond, waarop nooit aardappelen waren gekweekt, werden drie perceelen van elk 80 stuks Bonten naast elkaar gepoot. Hiervoor werden poters gebruikt waarbij nauwkeurig was nagezien of zij alle gezond waren.

In perceel I waren de poters vlak voor het planten 1½ uur in sublimaat gelegd.

In perceel II waren de poters in het najaar met sublimaat behandeld.

In perceel III waren de poters afkomstig uit een in 1919 sterk besmet land en deze waren niet gesteriliseerd.

16 Juli waren in alle perceelen enkele zieke blaadjes te vinden en er was niets geen aanwijzing, dat de ziekte zich vanuit perceel III had uitgebreid.

2e proef. Dezelfde proef nam ik in den hortus van het Laboratorium voor Technische Botanie in Delft, weer op grond, waarop nooit aardappelen hadden gestaan. In elk perceel liet ik 40 knollen poten, die op dezelfde manier als boven behandeld waren. 19 Juli werd de ziekte in de drie perceelen gelijktijdig voor het eerst waargenomen.

3e proef. In Halfweg zette ik op grond, waarop in de laatste 5 jaar geen aardappelen hadden gestaan, gesteriliseerde en ongesteriliseerde Blauwen. Hier werden de ongesteriliseerde één dag eerder ziek.

Het behandelen met sublimaat van gezonde poters heeft dus geen invloed op het oogenblik van uitbreken van de ziekte. Aan de buitenzijde van de knollen wordt de infectie dus niet meegebracht.

§ 4. ANDERE HYPOTHESEN.

Naast de hypothesen, waarbij de infectiebron gezocht wordt in den gezonden of zieken aardappelknol, staan allerlei andere.

Zoo is er gezocht naar een eventueelen tusschengastheer. Door DE BARY is dit nauwkeurig nagegaan en hij vindt een zeer armzaligen groei op Solanum dulcamara en Solanum nigrum, bij welke laatste plant de conidiophoren niet naar buiten komen. Verder is groei mogelijk op twee Scrophulariaceae, Anthocercis viscosa en Schizanthus grahami. In het wild heeft hij geen tusschengastheer gevonden.

In 1920 is door den heer A. VAN LUYK uit bladvlekken van Solanum nigrum, die tusschen zeer sterk aangetaste aardappelplanten groeide, Phytophthora infestans gekweekt.

Zeer veel is gezocht naar een tweede fructificatievorm, die oösporen zou kunnen leveren (zie pag. 11). Tot nu toe zijn deze in volledigen vorm alleen op kunstmatigen voedingsbodem gevonden. Wel is de vondst van oösporen op een deel van de aardappelplant door PETHYBRIDGE gedaan, maar deze waarnemingen zijn nog niet gepubliceerd (Hoofdstuk I, § 2).

CLINTON (1907—'08) heeft als werkhypothese gebruikt het voorkomen van een + en een —mycelium. Hij heeft Phytoph-

thora stammen van zeer verschillenden herkomst uit allerlei landen samengebracht in reincultuur. Nooit heeft hij echter een invloed gezien op het ontstaan van een anderen fructificatievorm door deze kweekwijze, zoodat hijzelf de hypothese als onjuist verwerpt.

§ 5. BLIJFT PHYTOPHTHORA IN DEN GROND VOORTBESTAAN?

Langs den heel anderen weg, waarbij als vraag gesteld wordt of Phytophthora in den grond kan blijven voortbestaan, is veel minder gezocht.

Drie wegen staan er open langs welke deze kwestie onderzocht kan worden.

1. Het kweeken van Phytophthora op aarde.
2. Het nagaan van de besmettelijkheid van aarde.
3. Observaties over het eerste optreden van Phythophthora.

1. *Het kweeken van Phytophthora op aarde.*

BREFELD in 1908 concludeert uit de gemakkelijkheid, waarmee hij Phytophthora infestans ziet groeien op een kunstmatigen bodem, dat deze waarschijnlijk saprophytisch in de aarde kan leven. Proeven hieromtrent doet hij niet.

MATRUCHET en MOLLIARD (1911) geven op: „On a déjà observé dans la nature le Phytophthora infestans vivant en saprophyte" maar geven niet de bron van deze mededeeling.

CLINTON (1905) probeert bij een serie voedingsbodems ook gesteriliseerde aarde. Hij geeft op, dat er altijd of zeer weinig of geen groei optrad en concludeert: voorzoover uit de proeven is af te leiden, is er geen aanleiding te gelooven, dat de schimmel in de aarde groeit.

2. *De besmettelijkheid van aarde.*

De eerste, die proeven hieromtrent deed, is DE BARY (1861, pag. 61). Hij had in den zomer het aanwezig zijn van zoösporen en sporangien in de aarde onder zieke aardappelplanten microscopisch gezien en hij neemt nu in den winter aarde uit den besmetten akker in zijn laboratorium en brengt daarin gesneden gezonde knollen. Infectie treedt niet op. Microscopisch is ook niets van Phytophthora in de aarde waar te nemen.

STEWART (1913) gaat na of geinfecteerde aarde loof van aardappelen kan besmetten. Hij brengt in bakken grond uit een akker, waarop Phytophthora voorkwam, brengt hierbij ziek loof en zieke knollen en laat dit tot Januari buitenstaan. Hierin plant hij gezonde knollen, die in een kas goed groeien en eenige

malen met infuus uit deze aarde begoten worden. De infectie blijft echter uit en evenzeer, wanneer de bladeren met een dikke aardlaag uit de potten ingesmeerd worden.

Een dergelijke proef nam ik in 1920. In den Hortus in Delft liet ik 35 gezonde knollen uitpoten en bestrooien met aarde uit bakken, waarin sterk zieke knollen te spruiten hadden gelegen. Deze knollen werden een dag later ziek dan controleknollen, die op grond stonden, waarop nooit aardappelen waren gekweekt.

De proef om door middel van aarde te infecteeren is dus nooit gelukt, maar is altijd slechts op kleine schaal genomen.

3. *Observaties over het optreden van Phytophthora zonder kunstmatige infecties.*

Clinton (1905) kweekt poters, betrokken uit een Phytophthora-vrij deel van Amerika in grond, waarop sinds minstens 5 jaar geen aardappelen waren gekweekt. De aardappelen werden gewoon ziek.

Lutman (1911) publiceert een rapport over den invloed van het weer op het optreden van Phytophthora gedurende 20 jaar. Na twee droge zomers in 1899 en 1900, waarin geen Phytophthora was voorgekomen, volgt in 1901 een ernstige epidemie.

Eriksson deelt mee, dat in 1911 in Zweden Phytophthora bijna nergens voorkwam en in 1912 extra vroeg en algemeen uitbrak.

Van verschillende landbouwers kreeg ik de volgende mededeelingen:

Toen in Friesland in de oorlogsjaren voor verhooging van de productie veel aardappelen op versch gescheurd weiland verbouwd werden, bleek de infectiekans op die nieuwe akkers minstens even groot als op ouder bouwland.

Een nauwkeurig waarnemend landbouwer in Friesland, die in een warenhuis in zijn tuin tomaten kweekte, nam op de tomaten Phytophthora infectie waar, voordat de aardappelziekte was opgetreden.

Zelf zag ik in Delft, Baarn en Scheveningen (zie pag. 33) op grond waarop nooit aardappelen waren gekweekt, aardappelziekte optreden op planten uit gesteriliseerde gezonde poters gegroeid.

In al deze gevallen moet de schimmel ergens anders als in of aan den aardappelknol zijn blijven leven.

Een verschijnsel, dat ik alleen genoemd vond door Schander (1917) en dat ik eenige malen kon vaststellen, is, dat knollen ziek kunnen zijn, terwijl in de bladen geen spoor van eenige in-

fectie te vinden is. De infectie van de knol kan dan onmogelijk door neervallende sporen, uit bladvlekken afkomstig, ontstaan zijn.

In 1919 werd bij het rooien van vroege aardappelen één zieke knol gevonden. Aan het loof was geen vlek te zien geweest en een week later zag ik de eerste infectie in het land. Daar de knol al sterk aangetast was, had de infectie zeker al drie weken vóór de bladaantasting plaats gehad.

Uit Friesland kreeg ik een knol van Vroegeling, een vroege comsumptieaardappel, toegestuurd. In de omgeving werd pas 10 dagen later het eerste zieke loof gevonden.

In 1921 vond ik 7 Juli bij het eerste infecteeren van knollen (zie pag. 50) aan een Botergele één zieke knol, waaruit ik Phytophthora kweekte. Aan de bovengrondsche plant was geen spoor van besmetting en 30 Augustus nam ik in Baarn in het proefveld pas infectie waar.

12 Juli kreeg ik uit Noord-Holland door den heer Ir. Hazeloop, Rijkstuinbouwconsulent, twee zieke knollen van gezonde planten toegestuurd. Drie dagen tevoren was ik in Noord-Holland geweest en had nergens een spoor van ziekte in de bladeren gevonden.

Een landbouwer uit Z.-Beveland deelde mij mede, dat hij herhaaldelijk had opgemerkt, dat bij het vroeg rooien van aardappelplanten voor eigen consumptie zieke knollen tusschen de aardappelen voorkwamen, terwijl in het veld nog geen ziekte te zien was.

Het staat dus wel vast, dat er een mogelijkheid van knolbesmetting bestaat, onafhankelijk van bladbesmetting. Of dit een vrij algemeen verschijnsel is, is moeilijk uit te maken. Het kan alleen aan den dag treden bij onrijp rooien of bij zeer laat optreden van de aardappelziekte. Waarschijnlijk komt het mij echter voor, dat het zeldzaam is. Was het veel voorkomend, dan zou het in Noord-Holland, waar de vroege aardappelen veel onrijp gerooid worden, als verschijnsel wel bekend zijn en dan zou ik het bij het bezien van veel onrijpe knollen ook meer dan tweemaal hebben moeten waarnemen.

De genoemde feiten wijzen er op, dat Phytophthora nog een andere bestaansmogelijkheid heeft als die in de aardappelplant.

Of deze bestaansmogelijkheid een groei in de aarde zou kunnen zijn, is een vraag, die niet afdoende in positieven of negatieven zin is beantwoord.

HOOFDSTUK IV.

INVLOED VAN HET ONTWIKKELINGSSTADIUM VAN DE AARDAPPELPLANT OP HET UITBREKEN VAN PHYTOPHTHORA.

§ 1. OVERZICHT.

De eerste waarnemingen over een eventueel verband tusschen het ontwikkelingsstadium van de aardappelplant en de infectiemogelijkheid voor Phytophthora zijn van ERIKSSON (1916). Hij heeft eenige malen waargenomen, dat de in een warmen bak vervroegde planten op een veel vroeger tijdstip ziek werden dan normaal behandelde — de plant had dan echter wel zijn vollen wasdom bereikt.

Hij houdt het er voor, dat bij het eerste uitbreken van de ziekte — primaire infectie — een bepaald ontwikkelingsstadium van den aardappel en het aanwezig zijn van de parasiet moeten samentreffen.

Ik heb in drie opeenvolgende zomers getracht hieromtrent eenige waarnemingen te verzamelen. De weersgesteldheid was in die drie jaren echter zoo verschillend en de ziektebeelden daardoor onderling zoo afwijkend, dat veel meer waarnemingen noodig zullen zijn om een conclusie te kunnen trekken.

Afzonderlijk zal ik behandelen de verschijnselen bij de primaire infectie en die bij de besmetting van de eene plant op de andere, de secundaire infectie.

§ 2. VERBAND VAN HET ONTWIKKELINGSSTADIUM EN DE PRIMAIRE INFECTIE.

In 1919 trad de ziekte laat op, 25 Juli, en gelijk in vroege en late soorten, die op hetzelfde proefveld stonden. De vroege Noord-Hollandsche soorten waren toen al dichtbij het afsterven.

In 1920 had ik op het proefveld perceeltjes Zeeuwsche Blauwen op verschillend tijdstip laten poten — deze perceeltjes waren

dan telkens door een rij van de resistente De Wets gescheiden van elkander om buur-besmetting van de perceeltjes onderling eenigszins tegen te gaan. De laat gepote knollen waren in een koelruimte bij 1° C. bewaard.

De perceelen zijn als volgt genummerd:

I. 85 Bonten, die te spruiten hadden gelegen, op 6 April gepoot.
II. 78 Blauwen, 8 Mei gepoot.
III. 85 Blauwen, 4 Juni gepoot.
IV. 80 Blauwen, begin April normaal gepoot.
V. 80 Bonten, begin April normaal gepoot.

Het ontwikkelingsstadium van de verschillende groepen was:

	I	II	III	IV	V
22 Juni	—	duidelijk kleiner dan normaal	zeer weinig opgekomen	—	—
9 Juli	uitgebloeid kleine knoppen	in knop	kleine planten	met bloem en knoppen	met bloem en knoppen

7 Juli nam ik in het proefveld de ziekte voor het eerst waar en de daarop volgende dagen heb ik uitgeteld, hoeveel planten in de verschillende perceelen eenige infectie vertoonden en hieruit het percentage van aangetaste planten berekend. In een later stadium waren alle planten in een perceel aangetast en was het meer of minder ziek zijn van een perceel slechts globaal te taxeeren. In tabel 5 zijn de waarnemingen te vinden.

Tabel 4.

Verspreiding van de ziekte in perceelen op verschillend tijdstip bepoot.

Datum van waarneming	I 6 April gepoot	II 8 Mei gepoot	III 4 Juni gepoot	IV begin April gepoot	V begin April gepoot
6 Juli	11 %	één blaadje	geen	—	—
9 Juli	18 %	geen	geen	—	—
10 Juli	29 %	geen	geen	10 %	25 %
12 Juli	—	—	één	—	—
13 Juli	—	26 %	4 %	53 %	—
21 Juli	zeer ziek	weinig ziek	weinig ziek	vrij ziek	zeer ziek
3 Aug.	afgestorven	vrij ziek	matig	afgestorven	afgestorven
9 Aug.	—	bijna afgestorven	hevig ziek	—	—

Uit Tab. 4 blijkt, dat gesproten (I) en normale Bonten (V) even vatbaar waren. In II is in de eerste 4 dagen slechts één ziek blad te zien en 3 Augustus is de ziekte er nog niet zoo hevig in doorgegaan als in de oudere planten. Bij III dus bij de jongste planten komt na 5 dagen het eerste zieke blad en 3 Augustus zijn zij veel minder ziek dan de normale.

Zeer mogelijk is het, dat de infectie, die in III 12 Juli optrad een secundaire infectie is uit andere perceelen gekomen. Enkele kunstmatige infecties 12 Juli op II en III uitgevoerd, kwamen 16 Juli op en gingen sterk door in de onmiddellijke omgeving. Het ontwikkelingsstadium bleek dus zeer wel vatbaar voor een secundaire infectie.

In 1921 wilde ik dezelfde proef op grooter schaal en nauwkeuriger nemen. Door de groote droogte dien zomer waren alle perceeltjes afgestorven, voordat iets van de ziekte waar te nemen was geweest.

De waarnemingen, hoewel nog incompleet, geven wel aanwijzing, dat het eerste optreden van de ziekte — de primaire infectie — met het ontwikkelingsstadium zou samenhangen.

§ 3. WAARNEMINGEN BIJ SECUNDAIRE EN KUNSTMATIGE INFECTIES.

In 1919 had ik planten op een afzonderlijk veldje kunstmatig geinfecteerd. 7 Juli zag ik de eerste gelukte infecties en de ziekte breidde zich hier bij vochtig weer even snel uit als ik dat na 25 Juli, den datum, waarop de ziekte „in het wild" optrad, ook zag gebeuren. Het bleek dus, dat drie weken vóór het verschijnen van Phytophthora de planten reeds in een vatbaar stadium voor een secundaire infectie verkeerden.

In Augustus werden jonge spruitjes, die gegroeid waren aan knollen, waarvan in Juli het loof was afgemaaid, sterk aangetast tot in de jongste deelen. Hier werden dus zeer jonge deelen secundair besmet.

In 1920 verscheen de ziekte veel vroeger in het wild; 8 dagen te voren echter had ik gelukte infecties.

In 1921 in den buitengewoon drogen zomer, waarin ik Phytophthora voor het eerst in het begin van September waarnam, trachtte ik in Juli en Augustus vele planten buiten te infecteeren. Ik bracht altijd mycelium of enkele sporen in een waterdruppel op de bladeren en plaatste dikwijls 24 uur een glazen klok over de plant, om zeker te zijn, dat de zoösporen zich in den waterdruppel zouden kunnen vormen. In het geheel verschenen op de 25 geinfecteerde planten, waarvan telkens 20

blaadjes geinfecteerd werden 3 zwarte vlekjes, die zich volstrekt niet uitbreidden. Het infecteeren onder een klok had niets geen invloed, dus het niet slagen van de infecties was niet te wijten aan het gemis aan vochtigheid, waardoor de schimmelsporen niet hadden kunnen kiemen. De onvatbaarheid is hier echter zeker niet aan het ontwikkelingsstadium toe te schrijven, daar de planten ten tijde van de infecties hun volle ontwikkeling reeds bereikt hadden.

Kunstmatige infecties, in het laboratorium op jonge spruitjes verricht, gelukken altijd zeer gemakkelijk.

Het totaal van de waarnemingen wijst er op, dat het ontwikkelingsstadium geen invloed heeft op de secundaire, dus de buurbesmetting.

HOOFDSTUK V.

DE TOEGANGSWEG VAN DE SCHIMMEL IN DEN KNOL.

§ 1. OVERZICHT.

Het is zeker van belang een nauwkeurig antwoord op de vraag te weten, hoe de schimmel in den knol dringt, daar het vraagstuk van het verschil in vatbaarheid bij de knollen van de verschillende varieteiten hiermee ten nauwste zou kunnen samenhangen.

In de litteratuur is hieromtrent maar zeer weinig te vinden. DE BARY (1861, pag. 33) geeft op: „Wo die Sporangien auf die Schale gesät waren, wachsen sie senkrecht durch die Korkzellenschichten aus welchen diese besteht". Een teekening of nadere mededeeling geeft hij niet.

PRINGSHEIM (1876) meent, dat de schimmel door de kurklaag heengroeit, echter hier ook geen experimenteele gegevens.

JONES, GIDDINGS en LUTMAN (1912) publiceeren enkele proeven, waarbij telkens van 6 knollen midden in den winter bij infectie met een druppel zoösporen 2 door de oogen, 6 door kunstmatige wonden, 2 door lenticellen en één door de gave schil geinfecteerd werden.

Op welke wijze is het nu na te gaan hoe de infectie werkelijk gaat?

Een mogelijkheid van microscopisch waarnemen van het binnendringen bij normaal zieke knollen is er niet. Men ziet de infectie toch pas, wanneer een donkerkleuring van de zieke plek is opgetreden, wat zeker pas een week na de infectie is waar te nemen, dus veel te laat voor het opzoeken van den weg, die de kiemdraad heeft genomen.

Wel kan men, wanneer de vlekken nog zeer klein zijn, nagaan, welke deelen van de knol binnen de vlek liggen en hieruit statistisch den waarschijnlijken toegangsweg afleiden.

Op dezelfde wijze kan men gegevens krijgen, wanneer men den knol kunstmatig infecteert door deze in water, waarin zoösporen zwemmen, te brengen en ten slotte kan men bepaalde

deelen van den knol kunstmatig infecteeren door hierop in een waterdruppel de schimmel te brengen.

Achtereenvolgens zijn de verschillende wijzen, waarop de schimmel zou kunnen binnendringen te behandelen. Ik wil er echter den nadruk op leggen, dat proeven en waarnemingen nooit vóór Augustus zijn gedaan. Over het gedrag van zeer jonge knollen heb ik geen materiaal, zoodat voorzoover ik conclusies trek, deze alleen betrekking hebben op vrij ver ontwikkelde knollen.

Door den zeer drogen, Phytophthoravrijen zomer van 1921 heb ik het te spaarzame statistisch materiaal van 1920 niet kunnen uitbreiden.

§ 2. GAAT DE INFECTIE DOOR DE OOGEN?

Uit 1920 heb ik aanteekening, dat onder 24 alle nog kort geleden aangetaste knollen bij 19 geen oog binnen de zieke plek voorkwam, bij 5 wel. Bij deze 19 is de infectie dus zeker niet door het oog gegaan, bij 5 blijft de mogelijkheid open.

Kunstmatige infecties in den zomer, waarbij het oog in een walletje van paraffine werd gebracht en mycelium in een waterdruppel hierin gebracht, gelukten nooit.

In September 1921 bracht ik 70 ongeschonden knollen van vatbare soorten een oogenblik in water, waarin zoösporen rondzwommen. Geen van deze knollen werd ziek. Controleschijfjes, ook in de sporenemulsie gebracht, werden op de sneevlakte aangetast.

10 knollen, waarvan de oogen alleen met mycelium geinfecteerd werden, bleven ook gezond.

In November 1921 infecteerde ik 63 knollen weer in een sporenemulsie en bij deze nam ik 14 vlekken waar, waarbij zich een oog in de zieke plek bevond en 8 vlekken, waarbij dit niet het geval was. Daar de knollen door den buitengewoon drogen zomer zeker twee maanden vroeger begonnen uit te loopen dan normaal, waren de oogen hier al eenigszins ontwikkeld en langs een groeiend spruitje is een knol zeer goed te infecteeren.

Onontwikkelde oogen zijn geen toegangsweg voor de schimmel.

§ 3. GAAT DE INFECTIE DOOR DE LENTICELLEN?

In een vochtigen zomer kunnen de lenticellen van de knollen aan de plant zich sterk ontwikkelen en de mogelijkheid ligt voor de hand, dat daar de kurklaag hier ophoudt of veel dunner is, de schimmel hier zou kunnen binnendringen.

Uit 1920 heb ik de volgende aanteekeningen voor willekeurig verzamelde knollen:

Onduidelijke lenticellen:		*Ontwikkelde lenticellen:*	
80 Eigenheimers:		13 Eigenheimers:	
59 ziek	74 %	10 ziek	77 %
21 gezond	26 %	3 gezond	23 %
31 Bonten:		32 Bonten:	
8 ziek	26 %	5 ziek	16 %
23 gezond	74 %	27 gezond	84 %

Hieruit is geen invloed af te leiden van de mate van ontwikkeling der lenticellen op de infectiekans.

In 1920 infecteerde ik 34 knollen plaatselijk op flink ontwikkelde lenticellen. Hiervan waren 2 maal de lenticellen duidelijk het middelpunt van een nieuwe infectie.

In 1920 was door de droogte de ontwikkeling der lenticellen gering en slechts weinig gave knollen kon ik in een vochtige atmosfeer tot lenticellenontwikkeling brengen.

Ik infecteerde in een sporenemulsie knollen, die de volgende resultaten opleverden:

I. Met sterk ontwikkelde lenticellen.		II. Met onduidelijke lenticellen.	
10 Blauwen ..	3 zieke plekjes niet duidelijk om lenticel.	8 Blauwen ...	één plekje, niet te zien hoe.
6 Kartz	geen zieke.	6 Kartz	géén zieke.
4 Paul Kruger	2 plekjes niet duidelijk om lenticel.		
4 Parnassia..	geen zieke.		

Een duidelijken invloed van de ontwikkeling der lenticellen zag ik hier niet.

Mijn conclusie is, dat de mogelijkheid er blijkt te zijn, dat Phytophthora door een lenticel naar binnen dringt, maar dat deze wijze van infectie weinig algemeen is.

§ 4. KAN PHYTOPHTHORA DOOR DE ONGESCHONDEN KURKLAAG DRINGEN?

Hierop geeft de proef, op pag. 46 beschreven, antwoord. De 70 gave knollen, die in de sporenemulsie onbesmet bleven, bewijzen, dat het niet gaat. Hiermee is ook volkomen in overeenstemming het feit, dat bij geinfecteerde knollen, die in een glasdoos vochtig bewaard worden, het mycelium herhaaldelijk door de lenticellen naar buiten groeit — nooit echter door de ongeschonden kurklaag.

§ 5. HEBBEN WONDEN INVLOED OP DE INFECTIEKANS?

Daar de zieke knol in den akker zeker geen uitzonderingsverschijnsel is, moet er toch een weg zijn waarlangs de schimmel gemakkelijk kan binnendringen. Bij de infecties, hierboven besproken, heb ik altijd voorzoover ik het kon nagaan, met gave knollen gewerkt, waarbij geen wonden in de schil voorkwamen. Er moest dus nog bepaald worden, wat men ziet gebeuren, wanneer kleine wondjes in de schil voorkomen en in hoeverre zulke wondjes een algemeen verschijnsel zijn.

In 1920 vond ik onder 45 willekeurige Eigenheimers 7 gave (16 %) en 38 (84 %) met scheurtjes, dikwijls in het verlengde van de lenticellen. Deze scheurtjes zouden zeer goed met snellen groei kunnen samenhangen.

Bij 43 Eigenheimerknollen, waarin de zieke plek pas een zeer kleine uitbreiding had, vond ik bij 11 (26 %) géén scheur binnen de zieke plek, bij 32 (74 %) wel.

In 1921 had ik gehoopt verder materiaal te verzamelen, wat echter bij gemis aan natuurlijk geinfecteerde knollen uitbleef.

Er bleef dus niets anders over als de experimenteele weg van kunstmatige infecties. Ik ging als volgt te werk. Met een naald bracht ik per knol 10 kleine scheurtjes aan in het verlengde van de lenticellen en bracht deze knollen dan weer in een sporenemulsie. De 25 Bonten, die ik in November op deze wijze infecteerde, gaven 14 zieke plekken rondom een scheurtje, 4 rondom een oog en 2 vlekken zonder bepaald kenmerk.

De 25 controleknollen, die niet kunstmatig gewond waren, gaven 7 maal een zieke plek rondom een oog en 2 plekken zonder kenmerk.

Kunstmatig laten knollen zich dus zeer gemakkelijk door kleine scheurtjes infecteeren.

De waarschijnlijkheid is, dunkt mij groot, dat de meest algemeene manier van indringen die is door scheurtjes of bepaalde wonden.

Van belang zal het zijn na te gaan of knollen van verschillende varieteiten in dit opzicht onderling verschillen.

§ 5. HEEFT HET VERSCHIJNSEL VAN „KURKSCHILFERTJES" INVLOED OP DE INFECTEERBAARHEID?

Het bedoelde verschijnsel werd beschreven in Hoofdstuk II, § 3, pag. 26.

Door kunstmatige infecties ging ik na of deze schilverschijnselen misschien als wonden te beschouwen waren en of dergelijke geschubde knollen soms gemakkelijker te infecteeren waren dan knollen met geheel gladde schil.

24 geschubde knollen en 48 gladde bracht ik in een sporenemulsie. Geen van deze knollen vertoonde eenige infectie.

Het verschijnsel van kurkschilfertjes heeft dus geen invloed op de infecteerbaarheid.

HOOFDSTUK VI.

GROEI VAN PHYTOPHTHORA IN DE ONDERGRONDSCHE STENGELDEELEN VAN DE AARDAPPELPLANT.

Bestaat de mogelijkheid, dat Phytophthora door de stolonen van den eenen knol in den anderen groeit en de infectie zich zoo snel door de plant verspreidt? In 1920 kreeg ik den indruk bij het rooien van Eigenheimers dat het aantal zieke knollen zeer verschillend over de planten verdeeld was; òf bijna alle, òf geen of zeer enkele. Daarom vond ik het wenschelijk na te gaan, of de infectie zich soms binnen de plant verspreidde.

In 1921 kon ik het alleen door infectieproeven nagaan, en ging op de volgende wijze te werk. Op één knol van elke te infecteeren plant maakte ik een wondje en bracht hierop een blaadje, waarop Phytophthora groeide. Hierop legde ik dan vochtige watten, bracht de aarde weer over den knol heen en liet den knol dan minstens een maand aan zijn lot over. Bij het rooien telde ik hoeveel zieke knollen aan elke geinfecteerde plant te vinden waren. Ik deed de proef bij 36 verschillende soorten en laat de resultaten hieronder volgen in tabel 5.

Niettegenstaande het zeer droge weer kwam 50 % van de infecties op. Bij 43 van de 70 zieke knollen was de geinfecteerde knol geheel doorgerot, zoodat de infectie zeker hevig genoeg was om zich vanuit den geinfecteerden knol op andere te hebben kunnen verspreiden. Bij 3 planten werden 2 zieke knollen gevonden. Deze lagen in alle drie gevallen zoo dicht bijeen dat een gelijktijdige uitwendige infectie zeer waarschijnlijk was.

Eénmaal bij Hessenland waren 3 knollen besmet, welke echter ook dicht bijeen lagen. Eigenaardig was dat bij 2 zieke knollen de schil nog aanwezig was; na rotting van de oorspronkelijke knol had zich echter aan de stolo een nieuw knolletje gevormd, dat nu in een veel te wijd velletje lag. Hier was dus wel een volkomen tegenstelling met het voortgaan van de infectie door de stolo.

Mijn conclusie is dus, dat in een zoo drogen zomer als in 1921

TABEL 5.

Aantal zieke knollen aan de planten, na infectie van één knol.

SOORT	1 knol ziek per plant.	Deze geheel doorgerot.	Meer knollen ziek per plant.	Infectie niet geslaagd.
Koksiana's	4	–	2	0
Wilde Duc	–	–	–	3
Kralen	1	–	–	5
Eigenheimer	4	4	–	6
Bonten	5	–	–	6
Blauwen	2	–	–	9
Early of Hillegom	1	–	–	3
Koninkjes	2	–	–	2
Deodara	3	2	–	1
Botergelen	3	1	–	1
Stein	2	2	–	1
Lempke auf der Höh	2	2	–	2
Angelica	3	3	–	0
De Wet	7	7	–	1
Lutske	2	2	–	1
Gelbe Riesen	3	–	–	1
Odenwalder Blauen	3	3	–	0
Kruisling	1	1	–	2
Bravo	2	2	–	0
Hendrik	2	–	–	1
Koh-i-Nohr	2	1	–	1
Zaailing Jaune d'or	–	–	–	2
Riesenniere	1	1	–	2
Thiele's Früheste	–	–	–	3
Arnica	1	1	–	2
Kartz von Kameke	–	–	–	3
Gratiola	3	–	–	0
Centifolia	–	–	–	3
Pepo	1	1	–	2
Neuer Markt	1	1	1	1
Hessenland	2	2	1	0
Geheimrat Walter	1	1	–	2
Magdeburger Blauen	1	1	–	2
Rheinland	1	1	–	2
Pirola	2	2	–	1
Kuckuck	2	2	–	1
36 soorten.	70	43	4	72

van een zich verspreiden der infectie door de ondergrondsche deelen geen sprake is. Daar de knollen aan de planten zeer gemakkelijk te besmetten waren, is er alle waarschijnlijkheid, dat er in dit opzicht geen onderscheid is met vochtige jaren. Daar de 36 soorten onderling geen verschil vertoonden, schijnt het gedrag van de variëteiten in dit opzicht niet te verschillen.

HOOFDSTUK VII.

BESMETTINGSGEVAAR VAN GEROOIDE KNOLLEN ONDERLING.

§ 1. MOEILIJKHEID OM UIT DE PRAKTISCHE ERVARING EEN BEELD HIERVAN TE KRIJGEN.

Gerooide knollen worden 's winters in z.g. kuilen bewaard. In een Phytophthora jaar kan men er wel zeker van zijn, dat er altijd besmette knollen tusschen de gerooide zijn en de vraag is natuurlijk van belang in hoeverre de zieke knollen en de gerooide gezonde besmetten.

Praktici weten uit ervaring zeer goed, dat de mogelijkheid bestaat, dat knollen, oogenschijnlijk gezond in de kuil gebracht, bij het openen een zieke massa kunnen hebben gevormd.

Uit dit feit alleen is de onderlinge besmettelijkheid echter nog niet te concludeeren. Knollen kunnen n.l. uiterlijk volkomen gezond lijken, terwijl de infectie toch reeds heeft plaats gehad, en hierdoor kan de schijn gewekt worden, dat de besmetting bij het bewaren heeft plaats gevonden.

Hoe lang dit schijnbaar gezonde stadium aan kan houden is uit de volgende waarnemingen af te leiden.

Ik bewaarde droog willekeurige Eigenheimers, die op verschillend tijdstip gerooid waren, controleerde ongeveer wekelijks hoeveel zieke er tusschen waren en nam deze dan weg om besmetting te voorkomen.

In Tabel 7 zijn deze waarnemingen opgenomen.

De eerste cijfers van elke reeks geven het aantal zieke op het oogenblik van rooien aan. In de laatste reeks hield ik slechts aanteekening van de 27 gezonde knollen, die ik bewaarde.

TABEL 6.

Aantal waarneembare infecties in bewaarde knollen op verschillenden datum gerooid.

Serie.....	I	II	III	IV
Aantal gerooide knollen	46	45	125	—
DATUM.	Toename aantal zieke knollen als percentage van totaal aantal van elke reeks.			
26 Juli.	**0**			
27 Juli.	—	**6**		
2 Augustus.	59	46		
3 Augustus	—	—	**46**	
4 Augustus.	—	—	—	?
9 Augustus.	11	2	5	—
14 Augustus.	—	—	4	—
24 Augustus.	10	2	0	0
14 September.	0	0	—	—
Percentage van het totaal aantal zieke knollen	80	56	55	—

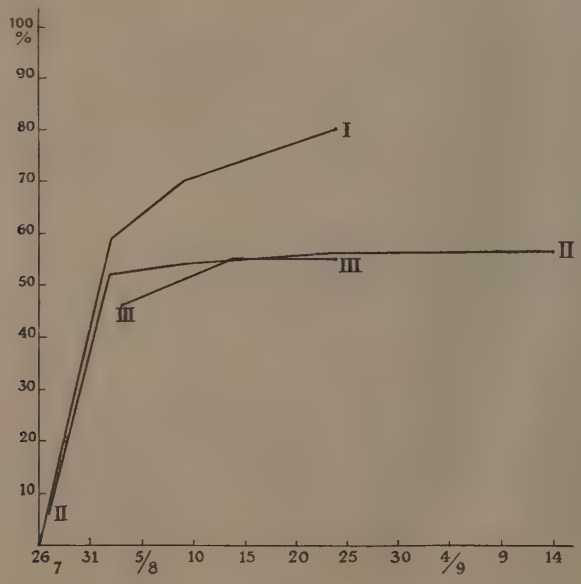


Fig. 1.
Aantal waarneembare infecties bij het bewaren van gerooide knollen.

In Fig. 1 zijn de cijfers van Tabel 6 grafisch voorgesteld. De data van waarneming zijn op de abscissen-as afgezet, terwijl de toenamen van het aantal zieke knollen als percentage berekend van het totaal aantal van elke reeks, als ordinaten zijn gebezigd.

In Tabel 7 zijn dezelfde cijfers geschikt volgens het aantal dagen, dat verliep tusschen het rooien der knollen en het controleeren.

TABEL 7.

Aantal waarneembare infecties in knollen na verschillend tijdsverloop na het rooien.

Serie.....	I	II	III
Aantal gerooide knollen	46	45	125
Aantal dagen tusschen rooien en controleeren.	Toename aantal zieke knollen als percentage van het totaal aantal van elke serie.		
6	—	46	5
7	59	—	—
11	—	—	4
13	—	2	—
14	11	—	—
20	—	—	0
28	—	2	—
29	10	—	—
35	0	0	—

Uit Tab. 7, Serie I, is af te leiden, dat de tijd, waarna de infectie zich nog kan openbaren, russchen 14 en 29 dagen na het rooien kan liggen. Daar ik tusschen 14 en 24 Aug. niet in de gelegenheid was de knollen te inspecteeren, is deze marge te groot, maar door een andere schikking van dezelfde waarnemingen is deze nog wel te verkleinen. Uit Tab. 6 blijkt n.l. ook, dat het totaal percentage zieke knollen bij de 3 reeksen met een week tusschenpoos gerooid niet toeneemt en de cijfers voor de toename van het aantal zieke knollen op gelijke data zeer weinig uiteen loopen. Hieruit is te concludeeren, dat de infectie in het land waarschijnlijk vóór 26 Juli had plaats gehad, en daarna weinig of niet toenam. Dan kunnen de waarnemingsdata ook vanaf 26 Juli berekend worden en krijgt men de volgende cijfers:

Tabel 8.

Aantal waarneembare infecties na verschillend tijdsverloop na 26 Juli.

Serie.....	I	II	III	IV
Aantal gerooide knollen	46	45	125	—
Aantal dagen na 26 Juli waarop gecontroleerd werd.	Toename van het aantal zieke knollen als percentage van het totaal aantal van elke reeks.			
1	—	6	—	—
7	59	—	—	—
8	—	46	46	—
14	11	—	—	—
15	—	2	5	—
20	—	—	4	—
29	10	—	—	—
30	—	2	0	0
39	—	0	—	—
40	0	—	—	—

Op deze wijze is het tijdstip, dat de infectie zich nog kan openbaren, nauwkeuriger te begrenzen en is uit serie III te vinden 15—20 dagen bij droog bewaren.

In 1921 had ik gehoopt deze cijfers nader te controleeren, maar ik miste weer de hiervoor benoodigde natuurlijk geinfecteerde knollen.

§ 2. Proeven over het gevaar van onderlinge besmetting.

Experimenteel heb ik nagegaan of rijpe ongeschonden knollen elkander besmetten konden.

Onder verschillende omstandigheden van vocht en temperatuur bracht ik gezonde knollen van vatbare variëteiten en zieke knollen in nauwe aanraking met elkaar en kreeg de volgende resultaten:

TABEL 9.

Het besmettingsgevaar van ongeschonden zieke op ongeschonden gezonde knollen bij verschillende uitwendige omstandigheden.

Omstandigheden.	Gezonde knollen.	Zieke knollen.	Besmette knollen.
In kelder in vochtig gehouden gesloten bak.	12 Bonten 8 Blauwen	4 6	0 0
± 1° C. droog.	16 Eigenheimers 8 Roode Ster	8	0 0
Kamertemperatuur vochtig.	14 Eigenheimers 10 Bonten	4	0 0
20° Celsius vochtig.	8 Eigenheimers	7	0

Besmetting van rijpe ongeschonden knollen door zieke knollen heb ik dus nooit waargenomen, ook al waren ze door vocht en hoogere temperatuur daartoe in bijzonder goede condities.

Heel anders is de uitslag, wanneer men doorgesneden gezonde knollen bij doorgesneden zieke brengt. Hier weer waren de gezonde en zieke halve knollen in nauwe aanraking met elkaar. De resultaten zijn als volgt.

TABEL 10.

Het besmettingsgevaar van gesneden zieke op gesneden gezonde knollen bij verschillende uitwendige omstandigheden.

Omstandigheden.	Gezonde knollen.	Zieke knollen.	Besmette knollen.	% besmette knollen.
Droog en ± 1° C.	20 Eigenheimers 16 Blauwen	10	0	0 0
Droog en kamertemperatuur.	12 Roosjes	12	9	75
Vochtig en kamertemperatuur.	50 Bonten 28 Roosjes	14 18	21 14	42 50

De kans van besmetting van gewonde gezonde knollen door zieke blijkt dus zeer groot — een kans, die pas gerooide en daardoor dikwijls gewonde knollen sterk zullen loopen.

§ 3. DE DUUR VAN DE INFECTEERBAARHEID VAN EEN WOND.

Daar knollen door wonden zoo gemakkelijk te infecteeren zijn, hetzij door neervallende sporen van het loof, hetzij door aanraking met zieke knollen, is het van belang na te gaan, hoe lang deze mogelijkheid van infectie door de wond blijft bestaan.

Door infectieproeven na verschillend tijdsverloop na het aanbrengen van de wond verricht, was na te gaan, na hoeveel tijd een infectieafsluiting optrad. Duidelijkheidshalve wil ik er op wijzen, dat ik deze infectieafsluiting niet met wondkurkvorming vereenzelvig. Ik bedoel slechts de door infectieproeven te bepalen toestand, waarbij een infectie niet meer slaagt.

De infecties werden steeds als volgt aangebracht. De aardappelen werden gesneden en in een gesloten bak bewaard. Op achtereenvolgende dagen werd een deel der knollen op de sneevlakte met mycelium in een waterdruppel geinfecteerd. Ongeveer 10 dagen na de infectie werd het percentage besmette knollen vastgesteld. Deze proeven werden begonnen in Juli 1921, dus bij jonge knollen. Ik moest ze echter tot laat in het najaar voortzetten, daar het gedrag van de knollen in het midden van den zomer zeer afwijkend bleek te zijn van dat van de knollen in den herfst. De infectieafsluiting bleek n.l. vroeg in den zomer zeer veel sneller op te treden dan in het najaar.

In Tab. 12 volgt een opgave van diverse soorten na even lang tijdsverloop op verschillende data geinfecteerd. Daar hier vroeg en laat rijpe soorten behandeld zijn, hebben de data slechts betrekkelijke beteekenis, alleen voor de soorten onderling.

Tabel 11.

Aantal gelukte infecties na gelijk tijdsverloop tusschen wondaanbrenging en infectie op verschillende data.

SOORT.	Datum snede.	Aantal dagen tusschen snede en infectie.	Besmette knollen.	Gezonde knollen.	Percentage besmette knollen.
Koninkjes.....	8 Juli	3	0	6	0
	8 Aug.	3	9	3	75
Eigenheimers.....	8 Juli	3	0	6	0
	4 Aug.	3	6	4	60
Early of Hillegom	8 Juli	3	0	6	0
	8 Aug.	3	8	2	80
Wilde Duc.	22 Juli	3	1	11	8
	8 Aug.	3	8	1	89

SOORT.	Datum snede.	Aantal dagen tusschen snede en infectie.	Besmette knollen.	Gezonde knollen.	Percentage besmette knollen.
Geldersche Kralen ...	22 Juli	3	1	14	7
	5 Aug.	3	6	2	75
Deodara	22 Juli	3	6	5	55
	2 Aug.	3	6	0	100
Bonten	22 Juli	3	7	3	70
	2 Aug.	3	8	3	73
Eigenheimers	4 Aug.	4	3	8	27
	10 Sept.	4	14	0	100
Bonten	4 Aug.	4	7	2	78
	10 Sept.	4	11	1	92
De Wet	8 Aug.	4	2	9	18
	13 Sept.	4	7	1	88
Bravo	20 Aug.	7	0	19	0
	13 Sept.	7	6	10	37

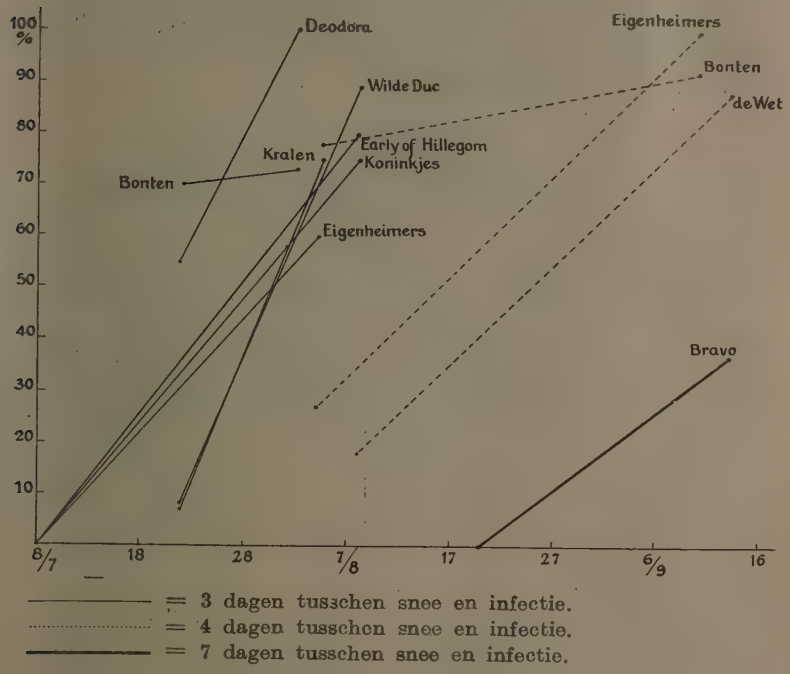


Fig. 2. Invloed van het jaargetijde op de snelheid van infectiesluiting.

In Fig. 2 is Tab. 11 grafisch voorgesteld. De data van aanbrenging van de wond zijn op de abscissen-as uitgezet. De percentages gelukte infecties worden als ordinaten gebruikt en verbonden zijn de percentages van eenzelfde soort met eenzelfde tijdsverloop tusschen snee en infectie.

Uit deze waarnemingen blijkt een sterke toename van het percentage geslaagde infecties, wanneer men deze later in het seizoen uitvoert. Slechts bij de Bonten is het verschil gering; bij alle overige soorten vond ik een constante sterke toename.

Hetzelfde verschijnsel is waar te nemen, wanneer men de snelheid, waarmee de infectieafsluiting optreedt, vergelijkt bij knollen, waarvan de moederplanten onder verschillende omstandigheden gegroeid zijn.

Van Bravo en De Wet kon ik in 1921 op 13 September vergelijken: 1e. knollen die in het proefveld van het laboratorium W. C. Scholten gekweekt en toen reeds eenigen tijd afgestorven waren, 2e. in den Hortus Canton's Park gekweekt, waar door de lagere ligging van het terrein de planten nog groen waren en 3e. in Halfweg in den IJpolder gegroeid, waar door den veel zwaarderen grond de planten volstrekt niet van de droogte geleden hadden en voor den tijd van het jaar nog opvallend groen waren.

Ik vond de volgende getallen:

Tabel 12.

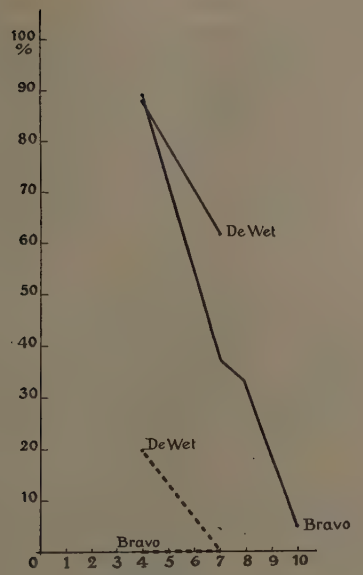
Snelheid van infectieafsluiting bij knollen van planten op verschillend terrein gegroeid.

Voor *Bravo:*

I. Schil laat niet los.				II. Schil laat los			III. Schil laat los.		
Tijdsverloop snee en infectie.	Besmette knollen.	Gezonde knollen.	Percentage besmette knollen.	Besmette knollen.	Gezonde knollen.	Percentage besmette knollen.	Besmette knollen.	Gezonde knollen.	Percentage besmette knollen.
4 dagen	8	1	**89**	0	7	**0**	0	10	0
7 „	6	10	**37**	0	9	**0**	0	7	0
8 „	5	10	**33**						
10 „	1	19	**5**						

Voor *De Wet:*

I. Schil laat niet los.				III. Schil laat los.		
4 dagen	7	1	**88**	0	10	**20**
7 „	10	6	**62**	0	7	**0**



——————— Waarnemingen op het proefveld voor het Lab. W. C. Scholten.

---------- Waarnemingen in den IJpolder.

Fig. 3. Snelheid van infectieafsluiting bij planten op verschillend terrein gegroeid.

In Fig. 3 is Tab. 12 grafisch voorgesteld. Op de abscissen-as is het tijdsverloop tusschen snee en infectie uitgezet; als ordinaten zijn gebezigd de percentages van de geinfecteerde knollen, waarbij de infectie geslaagd is. De betrokken soort is bij de lijnen aangegeven.

Hieruit blijkt dus bij de knollen uit het veld, waarin de planten reeds afgestorven zijn, de infectieafsluiting veel later op te treden dan bij die uit de akkers, waar de planten nog groeien.

Eenzelfde verband tusschen de snelheid, waarmee de infectieafsluiting optreedt en het ontwikkelingsstadium was, hoewel niet zoo sprekend, waar te nemen bij knollen van planten die op verschillend tijdstip in hetzelfde proefveld gepoot waren.

Hieromtrent zijn er de volgende aanteekeningen.

TABEL 13.

Snelheid van de infectieafsluiting bij knollen van planten op verschillend tijdstip gepoot.

Tijdsverloop snee en infectie.	Besmette knollen.	Gezonde knollen.	Percentage besmette knollen.	Besmette knollen.	Gezonde knollen.	Percentage besmette knollen.
Eigenheimers.						
	10 April gepoot, schil laat niet los.			6 Juni gepoot, schil laat los		
4 dagen	14	0	**100**	12	0	**100**
6 „	4	6	**40**	2	6	**25**
9 „	1	13	**7**	0	8	**0**
Bonten.						
	6 April gepoot, schil laat niet los.			6 Juni gepoot, schil laat los.		
4 dagen	11	1	**92**	14	0	**100**
6 „	3	7	**30**	8	6	**56**
9 „	2	8	**20**	1	16	**6**

In de tabellen is telkens bij de verschillende groepen aangegeven hoe de toestand van de schil was (zie pag. 26). Overal waar de kurkcambiumlaag nog werkzaam was — de knollen dus nog onrijp — bleek de infectieafsluiting veel sneller in te treden.

Uit alle waarnemingen blijkt, dat, wil men weten hoelang rijp gerooide gewonde knollen nog in besmettingsgevaar verkeeren, men de proeven moet doen in den rooitijd zelve. Proeven bij jongere knollen genomen zullen een onjuist antwoord geven.

In de tweede helft van September, dus in den tijd, dat de knollen normaal gerooid worden is het nagegaan voor onderstaande soorten.

TABEL 14.

Snelheid van infectieafsluiting in den rooitijd.

Tijdsverloop snee en infectie.	Besmette knollen.	Gezonde knollen.	Percentage besmette knollen.	Besmette knollen.	Gezonde knollen.	Percentage besmette knollen.
	Eigenheimers.			*Bonten.*		
8 dagen	7	4	**64**	6	18	**25**
10 „	2	8	**20**	1	13	**7**
	Bravo.			*Roode Ster.*		
8 dagen	5	10	**33**	5	12	**29**
10 „	1	19	**5**	4	13	**24**
	De Wet.					
10 dagen	4	22	**15**			

Duidelijk was hier nog een afname van het percentage zieke bij alle soorten, wanneer de tijd voor wondheeling van 8 tot 10 dagen werd gebracht. Ik meende dus dicht bij de grens te zijn, waarbij infecties niet meer zouden kunnen slagen en dat deze tijd ook voor rijpe knollen gemakkelijk te bepalen zou zijn.

Een dergelijke grens liet zich echter niet vinden. Ik vond bij infecties in den loop van den winter verricht:

TABEL 15.

Snelheid van de infectieafsluiting in den winter.

Tijdsverloop snee en infectie.	Datum wond.	Besmette knollen.	Gezonde knollen.	Percentage besmette knollen.
	Eigenheimers.			
10 dagen	28 Oct.	3	7	30
	1 Dec.	3	7	30
	7 Jan.	5	7	42
12 „	28 Oct.	13	26	37
	1 Dec.	3	5	37
14 „	26 Oct.	5	6	45
	7 Jan.	4	8	33
26 „	7 Jan.	2	9	18
	Bonten.			
10 „	20 Oct.	2	14	12
	7 Jan.	7	5	58
12 „	20 Oct.	0	11	0
14 „	20 Oct.	0	18	0
	7 Jan.	1	11	8
26 „	7 Jan.	1	10	9
	Roode Ster.			
12 dagen	20 Oct.	3	14	18
14 „	20 Oct.	1	14	7
	Bravo.			
10 dagen	7 Jan.	6	6	50
14 „	7 Jan.	0	12	0
26 „	7 Jan.	1	14	7

Gewenscht zou het zijn voor één soort na te gaan in den zomer en in den rooitijd de tijdsduur, waarna nog alle infecties gelukken en de tijdgrens, waarna geen enkele infectie meer gelukt. Daartusschen blijkt een tijd te liggen, waarin de infectiekans afneemt. Voor zoover uit de cijfers blijkt, is er geen scherpe scheiding tusschen beide laatste stadiën en is in den winter deze tweede grens geheel verdwenen.

HOOFDSTUK VIII.

WONDKURK.

§ 1. SNELHEID VAN WONDKURKVORMING.

Wanneer men het verband waarneemt tusschen de snelheid waarmee de infectieafsluiting intreedt en den toestand van de kurkcambiumlaag, dan ligt de veronderstelling voor de hand, dat er een verband zou bestaan tusschen de snelheid van wondkurkvorming en het ontwikkelingsstadium van den knol.

Om dit na te gaan moesten eerst eenige eigenschappen van de wondkurkvorming bij den aardappel worden vastgesteld.

O. APPEL in „Zur Kenntniss des Wundverschlusses bei den Kartoffeln" (1906) heeft de wondkurkvorming bij den aardappel nagegaan en onderscheidt scherp 2 stadiën, dat van de verkurking der celwanden, door blauwkleuring in gentiana-violet-ammoniak aantoonbaar, en dat van de vorming van nieuwe cellen, welker wanden later ook weer verkurken.

Om de kurkvorming na te gaan heb ik de gesneden knollen in een matig vochtige atmosfeer bewaard, daar bekend is, dat deze dan het snelste optreedt. Op achtereenvolgende dagen bekeek ik doorsneden met gentiana-violet-ammoniak behandeld, en hield aanteekening van de verkurking der wanden bij oude en nieuwe cellen en van het voorkomen van jonge cellen.

a. *Invloed van de temperatuur.*

Deze is uit onderstaande tabel te zien. In tabel 16—18 is het stadium telkens ingevuld bij den dag, waarop het het eerst is waargenomen. De afkortingen hebben de volgende beteekenis:

Verk. = verkurking der wanden van oude cellen;
n.c. = nieuwe cellen gevormd;
n.c. verk. = onder de nieuw gevormde cellen zijn er met verkurkte wanden.

TABEL 16.

Snelheid van wondkurkvorming bij verschillende temperaturen.

Temp.	37° C.	30° C.	25° C.	21° C.	Kamer-temp. ± 15° C.	Omstreeks vriespunt
Tijdsverloop in dagen	Stadium van wondkurkvorming.					
1	3 verk.	7 verk.	9 verk.	—	—	—
2	7 verk.	1 n.c.	4 n.c.	1 n.c.	4 verk.	—
3	—	4 n.c.	8 n.c.	2 n.c.	4 n.c.	3 weinig verk.
4	—	1 n.c.	—	—	—	—
5	—	1 n.c. verk.	2 n.c. verk.	—	—	—
6	—	—	5 n.c. verk.	—	—	1 weinig n.c.
7	—	—	5 n.c. verk.	—	—	—

Uit de tabel blijkt, dat de beide stadien van de wondkurkvorming niet op dezelfde wijze van de temperatuur afhangen. Van 37° tot 25° C. treedt de verkurking even snel op. Bij kamertemperatuur, ± 15° C., gaat dit langzamer en omstreeks het vriespunt is de snelheid nog meer gedaald.

De vorming van nieuwe cellen heeft zijn optimale snelheid bij 25° C. Bij 30° is het al iets langzamer, bij 37° treedt de nieuwvorming niet meer op. Bij kamertemperatuur is de snelheid geringer en omstreeks het vriespunt gaat het zeer langzaam.

Wanneer men dus de snelheid van wondkurkvorming wil vergelijken, moeten de knollen onderling bij dezelfde temperatuur zijn bewaard.

b. *Invloed van de soort.*

O. APPEL in „Disease Resistance in plants" (1915) deelt mee, dat er onderscheid is in de snelheid van wondkurkvorming bij verschillende soorten. Hij kent soorten, waarbij de verkurking 6 uur na aanbrenging van de wond optreedt, en die waarbij dit pas 48 uur later begint.

Zelf heb ik knollen van vatbare en resistente soorten vergeleken, telkens bij gelijke temperatuur en nam het volgende waar.

TABEL 17.

Snelheid van wondkurkvorming bij verschillende soorten.

Temp.	Tijdsverloop in dagen	Stadium van Wondkurkvorming		
30° C.		*Eigenheimer.*	*Deodara.*	*Bravo.*
	1	verk.	verk.	verk.
	3	n.c.	n.c.	n.c.
	6	—	—	—
	10	—	n.c. verk.	n.c. verk.

Temp.	Tijds-verloop in dagen	Stadium van Wondkurkvorming		
25° C.		*Eigenheimer.*	*Bravo.*	*Blauwen.*
	2	verk.	verk.	verk.
	4	n.c.	n.c.	n.c.
	6	n.c. verk.	n.c. verk.	n.c. verk.
	7	n.c. niet alle verk.	n.c. niet alle verk.	n.c. alle verk.
25° C.		*Eigenheimer.*	*Bravo.*	*Deodara.*
	1	verk.	verk.	verk.
	3	n.c.	n.c.	n.c.
	6	n.c. verk.	n.c. verk.	n.c. verk.
	10	veel n.c. verk.	veel n.c. verk.	—
	6	n.c. verk.	n.c. verk.	n.c. verk.
	10	veel n.c. verk.	veel n.c. verk.	—
±15°C.		*Eigenheimer.*	*Bravo.*	
	1	verk.	niet verk.	
	2	—	verk.	
	3	n.c.	n.c.	
±15°C.		*De Wet*	*Bravo*	*Eigenheimer*	*Bonten*
	2	geen n.c.	geen n.c.	geen n.c.	geen n.c.
	4	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.
	7	n.c. verk.	n.c. verk.	—	—
± 1° C.		*Eigenheimer*	*Bravo*	*Blauwen*	
	3	weinig verk.	weinig verk.	wein. verk.	
	6	geen n.c.	enkele n.c.	geen n.c.	
	10	weinig n.c.	weinig n.c.	weinig n.c.	

De zeer enkele verschillen, die ik tusschen de soorten heb kunnen waarnemen, waren zóó gering dat ik voor de 6 onderzochte soorten zeker kan concludeeren, dat de snelheid van wondkurkvorming gelijk is. Daar tusschen de onderzochte soorten de zeer vatbare Eigenheimers en Bonten en de weinig vatbare Bravo en De Wet waren, meen ik, dat in het algemeen er wel geen verschil zal zijn in de snelheid van wondkurkvorming.

c. *Invloed van het ontwikkelingsstadium.*

De snelheid van wondkurkvorming werd nagegaan bij knollen.

die in een verschillend stadium van rijpheid verkeerden. Ik gebruikte hiervoor dezelfde knollen waarbij (zie pag. 60 en 62) de snelheid van infectieafsluiting bepaald werd, dus knollen op verschillende plaats gegroeid en knollen op verschillenden tijd gepoot.

TABEL 18.

Snelheid van wondkurkvorming in verschillend ontwikkelingsstadium.

Tijdsverloop in dagen.	Stadium van Wondkurkvorming.		
Bravo	I. rijp.	II. vrij onrijp.	III. rijp.
2	—	n.c.	—
4	n.c.	—	n.c.
7	n.c. verk.	n.c. verk.	n.c. verk.
De Wet	I. rijp.		III. onrijp.
2	n.c.		—
4	—		n.c.
7	n.c. verk.		n.c. verk.
Bonten.	6/4 gepoot rijp.	6/6 gepoot onrijp.	
2	—	n.c.	
4	n.c.	—	
9	n.c. verk.	n.c. verk.	
Eigenheimers	10/4 gepoot rijp.	6/6 gepoot onrijp.	
2	geen n.c.	geen n.c.	

Bij één vergelijking was de rijpe knol iets voor, bij 2 de onrijpe. 9 maal was het stadium gelijk.

Tot slot werden nog in December 1921 vergeleken Eigenheimer knolletjes, die gegroeid waren aan planten in de kas getrokken met Eigenheimer knollen in den zomer gegroeid.

De wondkurkvorming was als volgt:

	Rijpe Eigenheimers.	Jonge Eigenheimers.
Na 3 dagen	n.c.	enkele n.c.
„ 5 „	veel n.c.	veel n.c.

Hier dus ook bij knollen, die zeer ver uiteen lagen in ontwikkeling was geen verschil in de snelheid van wondkurkvorming waar te nemen.

Het ontwikkelingsstadium van den knol heeft dus geen invloed op de snelheid van wondkurkvorming.

§ 2. VALT DE INFECTIEAFSLUITING MET EEN BEPAALD STADIUM IN DE WONDKURKVORMING SAMEN?

Terwijl dus aan den eenen kant de infectieafsluiting langzamer gaat, wanneer de knol ouder wordt en aan den anderen kant de wondkurkvorming geen verandering in snelheid ondergaat, moest toch nog nagegaan worden of er een bepaald anatomisch te onderscheiden stadium in de wondkurkvorming bestaat, waarbij de infectie geen kans van slagen meer heeft.

Uit de aanteekeningen over de infectieafsluiting waren tegenover elkaar te stellen: *a.* 2 bepaalde stadiën in de wondkurkvorming en *b.* het aantal geslaagde en niet geslaagde infecties op deze stadiën.

1e stadium van wondkurkvorming: de nieuw gevormde cellen vertoonen nog geen verkurking der celwanden.

Het totale aantal geinfecteerde knollen in dit stadium was 364, in 38 groepen bewerkt. Van elke groep werd bij één knol de wondkurk nagegaan. Het totale aantal geslaagde infecties was 153, dus 42 %.

2e stadium van wondkurkvorming: enkele of vele van de nieuw gevormde cellen vertoonen verkurking der celwanden.

347 knollen in 27 groepen werden in dit stadium geinfecteerd. Het aantal zieke was 84, dus 24 %.

De mogelijkheid is er dus, dat de infectie geweerd wordt ook al is de wondkurk in een nog jong stadium. Dit bewijzen de 48 % niet geslaagde infecties.

Aan den anderen kant vormen de verkurkte nieuwe celwanden geen volkomen afsluiting; dit bewijzen de 24 % geslaagde infecties in dit stadium.

De wondkurk is dus niet de eenige oorzaak, waardoor de infectie wordt tegengehouden. Hiermee is in overeenstemming dat bij het bewaren in een open droge ruimte de kurk niet of zeer laat en weinig gevormd wordt en er toch een infectieafsluitingsproces plaats vindt.

Nauwkeurige gegevens hiervan bezit ik niet in voldoend aantal, maar hoop ik later bijeen te brengen. Toen ik deze proeven over de infectieafsluiting opzette, meende ik goed te doen de omstandigheden zóó te kiezen, dat deze toestand zoo snel

mogelijk intrad. Bleek deze tijd dan te lang om in de practijk bij het bewaren van aardappelen te kunnen worden toegepast, dan zou verder onderzoek geen practische beteekenis hebben. Nu de wondkurkvorming blijkt niet de eenige factor te zijn die hierin een rol speelt, zou het zeker van belang zijn te weten, wanneer bij open bewaring de infectieafsluiting optreedt en blijft de mogelijkheid nog open dat hieruit practisch belangrijke gegevens te krijgen zijn.

Een dergelijk verschijnsel als bij de aardappel — wèl infectieafsluiting, maar dikwijls zonder verband met de wondkurkvorming — beschrijven Weimer en Harter in „Wound-cork formation in the Sweet Potato" waarin zij nagaan de infectieafsluiting van Ipomoea batatas voor Rhizopus tritici.

HOOFDSTUK IX.

VATBAARHEID BIJ VERSCHILLENDE SOORTEN.

§ 1. STAND VAN HET VRAAGSTUK.

Hoewel de vraag naar de mate van vatbaarheid van de aardappelrassen van groote beteekenis is en bij het kweeken van nieuwe rassen vatbaarheid of resistentie een zeer belangrijk criterium is, is er in de botanische litteratuur betrekkelijk weinig over te vinden.

DE BARY (1861 pag. 57) kan bij kunstmatige infectie van de knollen geen verschil in vatbaarheid constateeren. Wel heeft hij zelf in het veld waargenomen hoe op denzelfden akker planten van verschillende soorten, die in het loof even sterk aangetast waren een zeer uiteenloopend percentage aan zieke knollen opleverden. Hij neemt dus wel aan, dat er verschil in vatbaarheid in de knollen bestaat, wat dan op morphologische of chemische verschillen zou moeten berusten en eindigt: „um zu einem sicheren Schlusse zu kommen, ist es notwendig alle einzelnen Sorten durch vergleichende Versuche genau zu prüfen wie denn überhaupt in solchen Fragen nur eine in alles Detail eingehende Untersuchung zu einem günstigen Resultate führen kann," een programma van actie, dat op het oogenblik nog volstrekt niet volvoerd is.

PETHYBRIDGE (1913) neemt waar, dat bij een resistente soort waarmee hij werkte de knollen veel langzamer rotten dan bij een vatbare soort.

Experimenteel wordt de zaak aangevat door JONES, GIDDINGS en LUTMAN (1912). Hier zijn de eerste experimenteele gegevens te vinden over de vatbaarheid van het loof. Hij infecteert in het veld bladen van verschillende soorten en vindt dan een verschil in het percentage geslaagde infecties en een groot verschil in de snelheid van groei binnen het blad. Uit dit laatste verschijnsel leidt hij af dat de resistentie eigenschappen vooral in het mesophyl gelocaliseerd zullen zijn.

Hij kweekt Phytophthora op extracten van bladeren van resistente en vatbare soorten en vindt op beide gelijken zwakken groei. Hij bepaalt de zuurgraad van extracten van resistent en van vatbaar loof en vindt hier geen verband tusschen zuurgraad en mate van resistentie.

Uitgebreider wordt door JONES de vatbaarheid van de knollen nagegaan, die zooals bekend dikwijls geheel onafhankelijk is van de mate van vatbaarheid der bladeren. Hij tracht een laboratorium methode te vinden voor de bepaling der vatbaarheid, om daardoor onafhankelijk te zijn van veldproeven, waarbij de weersgesteldheid altijd zoo'n groote rol speelt. Hiertoe snijdt hij steriel langwerpige blokjes uit de knollen, brengt deze steriel in reageerbuizen op een propje vochtige watten en infecteert deze. Hij neemt waar, dat de myceliumgroei van buiten op de blokjes verschillend is bij verschillende soorten en voegt de soorten in een reeks volgens de uitwendige uitbreiding van Phytophthora. Deze reeks vergelijkt hij met de mate van knolvatbaarheid van dezelfde soorten in het veld en vindt tusschen beide reeksen eenige (hoewel niet zeer groote) overeenstemming.

Hij beschouwt de methode als een bruikbare laboratoriummethode ter bepaling van de resistentiegraad en trekt uit het gedrag van Phytophthora op de blokjes de conclusie, dat de resistentie-eigenschappen in het parenchym der knollen moeten gelocaliseerd zijn, pag. 82: „with the tubers likewise our trials show that there is a well-marked difference in fungus resistance resident in the living interior flesh of certain varieties and uniformly distributed through this flesh. This does not prove that there is no difference due to the character of the surface tissues or skin of the potatoes as been advocated by SORAUER. But inasmuch as neither our results nor those of STUART show any such relation to exist and in view of the evidence previously cited that tuber infections occur chiefly through breaks in the corky covering i.e. eyes, wounds or lenticels, it seems probable that the disease resistant quality of the tuber is resident entirely within the flesh and quite independent of the character of the skin."

In verband met deze opvatting kweekt hij Phytophthora op aardappelgelatine bereid uit extracten van vatbare en van resistente knollen, maar vindt ook hier geen verschil in groei.

§ 2. VATBAARHEID IN DE KNOLLEN.

a. *Welke soorten zijn resistent?*

Het is dikwijls niet zoo gemakkelijk te weten of men een soort onder de resistente of vatbare moet schikken, als men speciaal het oog heeft gevestigd op de knollen. Wanneer het loof weinig aangetast wordt door Phytophthora zullen de knollen niet sterk in de gelegenheid zijn om geinfecteerd te worden en kunnen dan òf schijnbaar òf werkelijk resistent zijn. Wanneer de praktici in het algemeen over resistente soorten spreken, wordt hiermee gewoonlijk resistentie in het loof bedoeld en blijft het een open vraag hoe de knollen zich in dit opzicht gedragen. De eenige soort, waarbij ik een zeer sterke knolresistentie heb waargenomen is bij de Bravo's. Verder is duidelijk te constateeren, dat onder de knollen van Zeeuwsche Bonten en Blauwen, die buitengewoon vatbaar in het loof zijn een kleiner aantal zieke voorkomt dan bij de Eigenheimers die in het loof dikwijls wat later ziek worden, maar onder de door mij onderzochte soorten op het veld de sterkste knolvatbaarheid vertoonden.

b. *Onderzoek van de methode van Jones.*

De methode van Jones, waarbij dus steriel gesneden aardappelblokjes in reageerbuizen geinfecteerd werden, heb ik volgens de door hem gegeven aanwijzingen nagedaan.

Ik heb er mij echter niet toe bepaald alleen den uitwendigen groei van Phytophthora waar te nemen, maar heb aan het slot van de proef de blokjes ook doorgesneden om te weten in hoeverre van binnen bruinkleuring was opgetreden. De waarnemingen werden hierdoor herhaaldelijk gewijzigd.

27 willekeurige soorten heb ik op deze wijze onderzocht. Van elke soort nam ik 10 buizen. Na 10 dagen ging ik na, in welke mate de myceliumgroei van buiten te zien was en sneed dan ook de blokjes waarop uitwendig niets te zien was in de lengte door en liet deze dan eenige dagen in een petri-schaal liggen. Bij elke soort ging ik na welk percentage van het aantal gelukte infecties geen mycelium van buiten vertoonde, wél infectie van binnen en hieronder volgt een opgave hiervan.

Bij Neuer Markt	0 %	alleen van binnen.
„ Bravo	0 %	„ „ „
„ Eigenheimer	0 %	„ „ „
„ Centifolia	0 %	„ „ „
„ Citrus	0 %	„ „ „

Bij	Embden	0 %	alleen van	binnen
„	Möwe	0 %	„	„ „
„	Geheimrat Walter	0 %	„	„ „
„	Thiele's Früheste	0 %	„	„ „
„	Rheinland	0 %	„	„ „
„	Geldersche Kralen	0 %	„	„ „
„	Pirola	4 %	„	„ „
„	Arnica	5 %	„	„ „
„	Bisquit	6 %	„	„ „
„	Pepo	9 %	„	„ „
„	Hessenland	16 %	„	„ „
„	Herold	27 %	„	„ „
„	Oderwalder Blauen	29 %	„	„ „
„	Koksiana's	30 %	„	„ „
„	Riesenweisse	30 %	„	„ „
„	Parnasisa	33 %	„	„ „
„	Gelbe Riesen	35 %	„	„ „
„	Deodara	40 %	„	„ „
„	Kartz von Kameke	42 %	„	„ „
„	Direktor Johannsen	45 %	„	„ „
„	Gratiola	50 %	„	„ „
„	Wilde Duc	100 %	„	„ „

Wilde Duc is een zeer vatbare soort. 5 van de 10 blokjes waren van buiten eenigszins bruin, mycelium was echter niet waar te nemen. Van binnen bleken deze 5 blokjes zeer aangetast. Bij de 5 overige blokjes die van buiten nòch van binnen verkleurd waren, was de infectie niet geslaagd. In Pl. VI zijn in 1—4 vier blokjes van buiten gefotografeerd; op geen een is mycelium te zien. 1*a* en 2*a* zijn de twee eerste blokjes na doorsnijden van binnen gefotografeerd. Deze waren niet aangetast en 3*a* en 4*a* op dezelfde wijze behandeld bleken sterk bruin.

Het feit, dat de inwendige infectie van de aardappelblokjes onafhankelijk van den uitwendig zichtbaren myceliumgroei kan optreden, verzwakt het betrouwbare van de methode zeer.

Ter nadere controleering van de methode infecteerde ik van dezelfde soorten, waarvan ik steriele blokjes onderzocht ook knollen direct in de snede. In het voorjaar, toen ik dus met overwinterde knollen werkte, was er wel verschil in de uitbreiding van de infectie binnen de knollen van verschillende soorten. Hieronder laat ik in een staatje volgen de soorten in volgorde geplaatst naar het percentage van van buiten sterk overgroeide blokjes op het aantal geinfecteerde buizen berekend en daarnaast de mate van infectie uitbreiding binnen de knol bij dezelfde soort.

SOORT.	Percentage blokjes dat sterk overgroeid was.	Mate van knolinfectie.
Möwe	86	weinig
Thiele's Früheste	75	matig
Riesenniere	67	sterk
Neuer Markt	50	matig
Kartz von Kameke	50	matig
Deodara	47	weinig
Hessenland	44	sterk
Bisquit	44	sterk
Arnica	42	sterk
Pirola	27	sterk
Embden	22	weinig
Odenwalder Blauen	14	sterk
Gelbe Riesen	10	weinig
Rheinland	8	weinig
Gratiola	0	matig
Centifolia	0	weinig.

Blijkbaar is geen verband tusschen het percentage van alle buisjes, waarbij de infectie sterk van buiten is opgekomen en de uitbreiding van de infectie in de knol.

Mijn ervaring is dus, dat de betrouwbaarheid van de methode van JONES ter bepaling van de resistentie graad zeer veel te wenschen overlaat.

c. *Groei van Phytophthora in het parenchym der knollen.*

In den zomer ging ik het gedrag van de knollen na na sneeinfectie. Terwijl in het voorjaar de soorten zich wel verschillend gedroegen, was daarvan in den zomer bij de versche knollen zeer weinig te bespeuren, en natuurlijk is het gedrag van de knollen in den tijd van infectie-kans alleen van beteekenis. In tabel 19 volgt een lijst van de onderzochte soorten, die geheel willekeurig gekozen zijn.

Wanneer men de knollen in de sneewond infecteert, is na eenigen tijd geen onderscheid in de uitbreiding van de infectie te zien. De eenige uitzondering, die ik bij de onderzochte soorten vond, was de Kruisling. Wel is de groei in het eene soort wat sneller dan in het andere, maar wanneer de plek eenmaal zijn volle uitbreiding heeft gekregen, is geen onderscheid tusschen de verschillende soorten te zien. Bij de onderzochte soorten waren 19 geelvleezige en 9 witvleezige. Deze eigenschap heeft dus geen invloed op het doorgroeien in het parenchym.

De eigenschappen, die de resistentie bepalen moeten niet binnen het parenchym gezocht worden.

TABEL 19.

Mate van uitbreiding van de infectie in het parenchym bij verschillende soorten.

SOORTEN	Kleur vleesch.	Aantal knollen sterk geïnfecteerd.	Aantal knollen weinig geïnfecteerd.
Eigenheimer	geel	8	0
Bravo	geel	7	0
Koksiana	geel	8	0
Early of Hillegom	geel	4	0
Koninkjes	geel	3	0
Hesseland	geel	2	0
Arnica	wit	3	0
Kartz von Kameke	licht geel	3	0
Gratiola	wit	2	0
Centifolia	wit	3	0
Pepo	wit	4	0
Gelbe Riesen	geel	2	0
De Wet	geel	3	0
Embden	wit	3	0
Herold	licht geel	4	0
Favoriet	geel	4	0
Koh-i-Nohr	geel	2	0
Hendrik	licht geel	3	0
Bintje	geel	4	0
Stein	wit	3	0
Oderwalder Blauen	geel	3	0
Geheimrat Walter	geel	2	0
Deodara	wit	2	0
Rheinland	geel	2	0
Pirola	wit	5	0
Parnassia	wit	3	1
Industrie v. Petsch	geel	1	2
Kruisling	geelwit	0	3

d. *Infectiemogelijkheid op de grenslaag van de schil en het parenchym.*

In 1920 merkte ik een speciaal verschijnsel bij de Bravo's op. Dit is een soort, waarvan het loof matig aangetast wordt door Phytophthora. In den zeer regenrijken zomer van 1920 was

het loof hiervan vrij ziek, de knollen vertoonden veel scheuren en sterk ontwikkelde lenticellen en toch was onder de gerooide knollen geen zieke te vinden. Kunstmatige infecties met zieke bladen van de knollen aan de plant gaven geen resultaat, hoewel dergelijke proeven bij Eigenheimers, die door herhaald sproeien met Bordeauxsche pap nog ziektevrij waren gebleven 75 % zieke knollen opleverden. Door winter-infecties wist ik, dat het zeer goed mogelijk was Bravo's in een sneewond in het parenchym te infecteeren.

Om na te gaan waarom de infectie door de scheuren in de schil niet spontaan optrad, nam ik de kurklaag weg (de knollen waren nog onrijp) en infecteerde de buitenste laag van het parenchym met zieke bladeren. Van 26 Bravo's bleven 23 volmaakt gezond; 3, dus 12 %, waren zeer oppervlakkig aangetast.

15 Eigenheimers op dezelfde manier geinfecteerd, werden alle sterk ziek.

In 1921 ging ik bij een lange reeks soorten na, hoe zij reageerden op het infecteeren op de scheidingslaag van kurk en parenchym. Ik hield aanteekening van het aantal gelukte infecties. Wanneer de infecties herhaald werden, noteerde ik dit afzonderlijk, daar het natuurlijk mogelijk was, dat het infectie materiaal wisselend was in infectie kracht. Voor zoover ik aanteekening hield van de infectieuitbreiding binnen de knol, voeg ik dat in onderstaande tabel erbij. Natuurlijk zou het gewenscht zijn de afwijkende percentages over een grooter aantal knollen te berekenen, maar de knollen werden in 1921 zóó vroeg rijp, dat het veelal onmogelijk was de proeven te herhalen.

Tabel 20.

Infectiemogelijkheid op de grenslaag van schil en parenchym bij verschillende soorten.

SOORT	Kleur van het vleesch	Gelukte infecties	Niet gelukte infecties	Percentage gelukte infecties	Uitbreiding binnen den knol.
Eigenheimers	geel	9	0	100	sterk
Koksiana's	geel	7	0	100	sterk
Deodara	wit	4	0	100	sterk
Arnica	wit	5	0	100	—
Gratiola	wit	5	0	100	sterk

SOORT	Kleur van het vleesch	Gelukte infecties	Niet gelukte infecties	Percentage gelukte infecties	Uitbreiding binnen den knol
De Wet	geel	5	0	100	sterk
Embden	wit	8	0	100	sterk
Herold	licht geel	5	0	100	sterk
Kruisling	licht-geel	4	0	100	matig
Favoriet	geel	6	0	100	—
Mac-Cormick	wit	4	0	100	sterk
Hendrik.....	licht-geel	4	0	100	sterk
Riesenweisse	licht-geel	5	0	100	sterk
Pirola.....	wit	8	1	89	—
Hessenland	geel	3	1	89	—
Lutske	geel	7	1	87	weinig
Odenwalder Blauen	geel	7	1	87	sterk
Stein	wit	6	1	86	—
Industrie v. Petsch	geel	11	2	85	—
Paul Kruger.....	licht-geel	10	2	83	—
Bisquit	licht-geel	5	1	82	sterk
Pepo	wit	5	1	82	sterk
Wilde Duc	geel	4	1	80	sterk
Kartz v. Kameke ..	licht-geel	4	1	80	sterk
Centifolia	wit	4	1	80	sterk
Riesenniere	geel	4	2	78	sterk
Rheinland	geel	6	2	75	sterk
Magdenburger Blauen		6	2	75	sterk
Early of Hillegom .	geel	3	2		
		3	1		
		6 tot.	3 tot.	67	sterk
Gelbe Riesen	geel	2	1	67	—
Botergelen	geel	2	1	67	sterk
Lempke a. d. Höh .	licht-geel	4	4		
		7	2		
		11 tot.	6 tot.	65	—
Koh-i-Nohr	geel	5	3	63	sterk
Geheimrat Walter .	geel	3	2	60	—

SOORT	Kleur van het vleesch	Gelukte infecties	Niet gelukte infecties	Percentage gelukte infecties	Uitbreiding binnen den knol
Parnassia	wit	4	3	57	—
Geldersche Kralen .	geel	2	3		
		—	3		
		5	1		
		7 tot.	7 tot.	50	—
Neuer Markt	geel	4	1		
		1	4		
		5 tot.	5 tot.	50	zeer weinig
Bintje	geel	3	4	43	sterk
Bravo	geel	0	10		
		3	6		
		1	10		
		4 tot.	26 tot.	13	—

In het algemeen bleek de infectiemogelijkheid bij de beproefde soorten gelijk. Bij 33 van de 39 soorten gelukte de infectie bij meer dan 60 % der knollen. De Geldersche kralen gaven een verschillend beeld in de 3 keeren dat ze geinfecteerd werden en waarschijnlijk is de resulteerende 50 % geen goed gemiddelde. Wanneer weer onrijpe knollen beschikbaar zijn, is het gewenscht Parnassia, Bintje en Geldersche Kralen nader op deze eigenschap te onderzoeken.

Bij Lutske en Kruisling is de infectie maar matig naar binnen gegaan; ook dit zal nog eens herhaald moeten worden.

De belangrijkste afwijkingen vertoonden Neuer Markt en Bravo. Bij de 5 Neuer Markt waar de infectie wèl geslaagd was, was de verspreiding zoo gering, dat het zeer veel geleek op het gedrag van de Bravo's. Hier is het zeker van belang nader te bepalen, of zij deze resistentie-eigenschap werkelijk bezitten en hierop zullen de knollen in den a.s. zomer antwoord moeten geven.

Voor de Bravo's kreeg ik in 1921 resultaten, die overeenstemden met die van 1920. Het percentage gelukte infecties in beide jaren is 12 en 13. Wel waren in het tweede jaar van de 4 aangetaste knollen 3 flink aangetast en slechts één zeer oppervlakkig. Maar 87 % volmaakt gezonde knollen wijst op een groote afwijking in het gedrag van dat van de oveige onderzochte soorten en zeker is er uit te concludeeren, dat de Bravo onder de schil een zeer resistente laag bezit, die, wanneer de knol geen diepe wonden vertoont, deze zeer goed voor besmetting kan vrijwaren.

Hiermede is geheel in overeenstemming de waarneming, dat ik in 1920 na een sterke Phytophthora epidemie geen zieke knollen van Bravo vond.

Het is mij geheel onbekend op welke eigenschappen dit kan berusten.

Anatomisch is geen onderscheid te zien tusschen de buitenlaag van het parenchym bij Bravo's en Eigenheimers. Een eventueel verband met geel of wit vleesch was niet te vinden.

Na behandeling met $CuCl_2$ om looistof aan te toonen was de zwartkleuring bij de Eigenheimers iets sterker dan bij de Bravo's, zoodat hier de oplossing van het raadsel ook niet te vinden is.

Verschil in snelheid in wondkurkvorming is bij Bravo's en Eigenheimers niet te constateeren (zie pag. 66).

Ik ging nog na of de Bravo misschien een dergelijk verschijnsel vertoonde, wanneer de nieuwe cellaag, die zich na verwonding onder de wondkurk vormt, geïnfecteerd werd. Bravo's en Eigenheimers werden doorgesneden en gedurende 5 dagen werd de wondkurk gevormd. Daarna werd de kurk, die zeer gemakkelijk loslaat, weggenomen en de nieuwe wondvlakte geïnfecteerd. Infecties van Bravo's en Eigenheimers slaagden even goed en gedroegen zich als nieuw gesneden knollen, die gelijk geïnfecteerd werden.

Het is natuurlijk zeer goed mogelijk, dat een geheel ander soort van eigenschappen hier een rol speelt — specifieke eigenschappen van het protoplasma of enzymen. Is dat het geval, dan is er weinig kans op nadere analyse van de eigenschap en dan zou weer slechts de infectieproef de aanwezigheid van resistentie kunnen verraden — een infectieproef, die echter op nauwkeurig omschreven wijze moet worden genomen.

e. *De dikte van de kurklaag bij verschillende soorten.*

Hoewel de waarnemingen, op pag. .. behandeld, infecties door de ongeschonden kurklaag zeer onwaarschijnlijk maken, heb ik toch bij eenige soorten, waaronder vatbare en resistente, nageteld uit hoeveel cellen de kurklaag bestaat. Bij enkele soorten werd nagegaan of er verschil was bij groote en kleine knollen, daar de kleine de jonge knollen kunnen zijn. De gevonden cijfers zijn in tabal 21 opgenomen.

De waarnemingen werden alle eind Juli verricht. Het aantal cellen, waaruit de kurk bestaat, blijkt zeer constant, n.l. 8—10. Verschil tusschen groote en kleine knollen was er niet, evenmin tusschen vroege en late soorten. De resistente Bravo's en de Wet onderscheidden zich niet van de vatbare Bonten en Eigenheimer knollen.

Er is dus niet de minste aanwijzing, vatbaarheidsverschillen in deze richting te zoeken.

Tabel 21.

Aantal cellen waaruit de kurklaag bestaat bij verschillende soorten.

Soort	Eigenschappen	Dikte kurklaag	
		groote knollen	kleine knollen
Eigenheimers	vatbaar	8 cellen	10 cellen
Deodara	—	9 „	—
Bonten	vatbaar	10 „	9 „
Wilde Duc	vatbaar vroeg	9 „	—
Bravo	resistent, laat	10 „	10 „
De Wet	resistent, laat	10 „	—
Pirola	—	8—9 „	—
Gratiola	—	9 „	—
Hendrik	—	9—10 „	—

f. *Snelheid van wondkurkvorming bij verschillende soorten.*

Appel in „Disaese resistance in plants" (1915) noemt terloops de mogelijkheid, dat de snelheid van wondkurkvorming invloed zou hebben op de vatbaarheid van aardappelknollen, ook voor Phytophthora infestans.

Uit pag. 66 blijkt echter dat geen verschillen werden waargenomen in de snelheid van wondkurkvorming, wanneer de uitwendige omstandigheden dezelfde waren. Deze eigenschap schijnt dus de vatbaarheid evenmin te beinvloeden.

g. *Conclusie.*

De eenige eigenschap, die ik bij de knollen aan een bepaalde soort verbonden heb gevonden, is dus de resistentie in de grenslaag tusschen kurk en parenchym bij de Bravo.

Natuurlijk wil ik hieruit niet concludeeren, dat bij de andere soorten dan geen onderscheid in vatbaarheid in de knollen zou bestaan en dat het beeld dat men op het veld krijgt alleen beheerscht zou worden door de vatbaarheid in het loof en de daarmee samenhangende infectiekans van de knollen.

Naar mijn meening zullen — daar parenchym nòch dikte van kurklaag verschillen aanwijzen — voornamelijk waarnemingen moeten worden gedaan over den toestand van de schil. Daar wondjes in de schil van zoo groote beteekenis zijn voor de infectiekans, zal waargenomen moeten worden in hoeverre hierin

onderscheid is bij verschillende soorten en of er dan een parallel te trekken is met de mate van vatbaarheid. Deze waarnemingen moeten echter in een werkelijk Phytophthora jaar gebeuren.

§ 3. VATBAARHEID IN HET LOOF.

Voortdurend is tot nu toe de vatbaarheid van de knollen besproken, terwijl economisch de vatbaarheid van het loof van nog grooter beteekenis is. Bij sterke aantasting van het loof toch vermindert de ontwikkeling van de knollen en worden deze extra sterk besmet door de aanwezigheid van veel sporen.

Hier is echter nog moeilijker een aangrijpingspunt te vinden dan bij de knollen.

Aan den eenen kant is het niet gemakkelijk een soort te vinden, waarvan de resistentie een constante eigenschap is. In den zomer van 1919, het eerste jaar, dat ik de aardappelziekte naging, bleef De Wet volmaakt gezond, terwijl in de onmiddellijk aangrenzende perceelen Phytophthora hevig heerschte. Pas vier weken later vertoonde De Wet de eerste vlekken. In 1920, toen ik veronderstelde in De Wet een zeer goed voorbeeld te hebben van een resistent ras, werd deze gelijk met de vatbare Eigenheimers aangetast en de ziekte breidde er zich vrij sterk in uit. In 1921 eindelijk in den zeer drogen zomer stierven niet alleen allerlei rassen, waaronder ook zeer vatbare af, voordat zij aangetast waren, maar was het mij ook bijna zonder uitzondering onmogelijk de planten buiten te infecteeren (zie pag. 43 § 3).

Aan den anderen kant kunnen afgesneden bladeren in water geplaatst, onafhankelijk van de soort zeer gemakkelijk geinfecteerd worden en dan is er geen onderscheid te zien in de snelheid van opkomen en uitbreiding van de infectie bij de verschillende rassen. Ook bladeren van de planten geplukt, waarop in 1921 de infecties niet gelukten, waren afgesneden zeer goed te besmetten.

Aan de planten zelf is de uitbreiding van de vlekken in de bladeren afhankelijk van de weersgesteldheid. Is het droog weer dan worden de vlekken niet grooter en drogen in; na den minsten regen ziet men echter dadelijk een uitbreiding.

Deze waarnemingen zouden in een verband te brengen zijn, wanneer de mogelijkheid van myceliumgroei samenhing met de concentratie van het celvocht. Het groote verschil van het gedrag van de bladeren aan de plant en afgesneden bladeren zou dan gemakkelijk te verklaren zijn.

Lutman (1919) in „Osmotic pressures of the potato plant at various stages of growth" geeft een dergelijke hypothese.

Hij bepaalt de vriespuntverlaging van het extract van aardappelbladeren en vindt na zonnig weer den druk van het celvocht soms aanmerkelijk hooger dan na regenweer. De gevonden osmotische druk in de extracten van deelen van de aardappelplant varieert tusschen 5.46 en 11.86 atmosferen.

Lutman zegt: The checking of epidemics of Phytophthora by hot dry weather is usually ascribed to a „drying up" of the fungus in the leaf. This is probably literally true. The fungus may be able to withdraw food materials from th leaf when the pressure is only about 6 atmospheres, as on July 31, but when this pressure rises to 9 or 10 atmospheres as on August 8, the parasite may itself lose all its water and be unable to recover.

Om na te gaan welken osmotischen druk Phytophthora kan doorstaan, kweekte ik deze op witte boon agar na toevoeging van verschillende rietsuikerhoeveelheden. De resultaten van deze kweekwijze gaf ik reeds in hoofdstuk I, § 1.

Culturen in denzelfden voedingsbodem zonder toevoeging van agar gelukten niet.

Bij een 40 % rietsuikeroplossing, dus 1.17 normaal, is de ontwikkeling van het mycelium nog zeer goed. De osmotische druk van een dergelijke rietsuikeroplossing zonder toevoeging van boonenextract of -agar zou omstreeks 26 atmosferen zijn. De toegevoegde agar maakt, dat men dit cijfer zeker niet als juist mag aannemen, maar de osmotische druk zal toch zeker wel ver boven de maximale waarde van den druk van het celvocht binnen de aardappelplant zijn.

De grensconcentratie, die Phytophthora infestans nog verdragen kan, 60 % rietsuiker, dus 1,76 normaal, heeft volgens dezelfde ruwe schatting een osmotischen druk van 39 atmosferen, een grenswaarde, waarbij de maximale druk van 12 atmosferen in de aardappelplant geheel wegvalt.

De osmotische druk van het celvocht is dus niet de factor, die het wel of niet groeien van den schimmel bepaalt.

Door Jones is op dezelfde wijze bepaald, dat de zuurgraad door den schimmel nog doorstaan, veel hooger ligt dan die binnen de aardappelplant.

Of er soms morphologisch waarneembare verschillen in de bladeren zijn, die de resistentie beinvloeden is niet nader door mij nagegaan.

SUMMARY.

CHAPTER I.

BIOLOGICAL OBSERVATIONS ON PHYTOPHTHORA INFESTANS.

§ 1. *Growth on artificial culture media.* Best growth was found on white bean agar. White beans in stead of lima beans was the only modification brought into the receipt of JONES.

After adding saccharose in different concentrations to the white bean agar, growth proved abundant up to 40 % and possible up to 60 %. Sporangia were formed up to 25 % saccharose. Phyt. nicotianae and Phyt. erythroseptica behaved in the same way.

§ 2. *Sexual organs.* Immature oögonia and oöspores were twice in the summer found in cultures on raw potatoes. Size and form were exactly the same as those found on Quaker-oat agar; only the brown colouring of the walls was wanting (Pl. I, fig. 1 and 3). It was only on Quaker-oat agar among the used vegetable extracts that oögonia were to be found. Spiny-walled spores as described by Jones were not to be found. Probably Pl. I, fig. 6 and 7 are representations of germinating oöspores. The germing-tubes are filled with protoplasm and the walls are hyaline. Fig. 10—12 I can give no explanation of. Fig. 13 might be an antheridium found in the same culture.

§ 3. *Physiological behaviour.* The time, necessary for the forming of zoöspores in a drop of water at various temperatures, was found shorter than that found by MELHUS. The shortest average time of one hour was found at 8—15° C., the shortest minimum time of ½ hour at 8—18° C. Uncovering for an hour in a room is sufficient for spores to lose their power of germination. After at the most 4 hours uncovering indoors the mycelium has lost its power of infection.

§ 4. *Parasitic effect of Phytophthora on the potato.* A good staining method for the mycelium is Sudan III soluted in alcohol-glycerine (Strasburger Praktikum). The oil-drops in the hyphae are stained red, mycelium of other present fungi is not stained and the method is reliable for establishing the presence or absence of Phytophthora mycelium. The hyphae can dislodge the cell-walls and take the place of the middle-lamella. (Pl. II, fig. 13). In cork-cells and vascular bundles no mycelium is found. In infected tubers generally the eyes are either surrounded by a small area of healthy tissue or quite dried out. Once or twice the growing of the mycelium out of a very young bud was observed in a culture on a raw potato. In stained sections the mycelium was visible in meristematic cells. In Pl. III,

fig. 20—21 the parts of the uncoloured tissue where the mycelium could be distinguished are indicated with „myc."

In comparing the progress of the disease in leaves and tubers there is a distinct difference. In the leaves the blackening of the infected cells follows the course of the mycelium. In tubers the mycelium can grow more than a c.M. into the parenchyma without discolouring it macroscopically. A brown layer is formed then at the border of the infected area and the brown colouring of the tissues often proceeds from this layer unto the part where the infection began. The discolouring into brown of the cells cannot be a direct toxic effect of the parasite, but must be a reaction of the host-tissues. When, in stead of using the usual disinfectans mercuric chlorid 0.1 %, the tubers are disinfected by cutting off the skin, immersing a moment in alcohol 90 % and letting the alcohol burn out, and then inoculated, the mycelium grows into the tuber without causing any discolouring. In Pl. IV, fig. I is a tuber disinfected in mercuric chlorid, fig. II and III halves of one tuber after alcohol treatment. By means of this treatment it is possible to distinguish which part of the disease phenomena are caused by the parasite and which by the host-plant.

CHAPTER II.

BIOLOGICAL OBSERVATIONS OF THE POTATO PLANT.

§ 1. *Roots originating from the tuber.* In two succeeding summers small roots were observed originating from the tubers. They arose on either side of the eye next to the stolo and in 1921 after a few rainy days in a hot dry summer they were to be observed on tubers of many varieties.

§ 2. *Cork-cambium.* In young tubers the skin is easily drawn off the underlying parenchyma. In ripe tubers this is no longer possible. Microscopic sections reveal that in young tubers the cork-cambium is still in function, but in ripe tubers the meristematic layer does not exist any longer.

CHAPTER III.

HOW IS THE PROPAGATION FROM SEASON TO SEASON?

§ 1. *The growing of mycelium out of infected seed tubers into the sprouts.* A lot of 50 infected seed tubers and in the following summer a lot of 108 were planted in one part of the experiment-field. These plants showed the blight later than other plants in the experiment-field and the infection did not spread from this side. In many cultures of Phytophthora on raw potatoes never a diseased sprout developed out of a diseased area. Experiments of MELHUS who saw diseased sprouts develop out of diseased tubers at high temperatures were repeated. 67 tubers were kept sprouting at 25—27° C. The sprouts were either healthy or rotted by bacteria. My results do not confirm the observations of MELHUS. The growing of the mycelium from a diseased tuber into a sprout was never observed. In a town garden that was protected from contagion by its distance from potato fields 23 diseased seed tubers and 10 healthy ones were planted. The healthy

ones showed the first blighted leaves. 80 tubers, carefully inspected for soundness and treated with mercuric chlorid, were planted at a great distance from potato fields. They showed blighted leaves on the same day as the plants in surrounding fields. 240 tubers inspected for soundness were planted on ground, where potatoes had never been grown. The blight began to show on the same day as in other fields.

Appearance of late-blight appears to be possible in the absence of infected seed tubers and while infection from neighbouring fields is impossible.

The infection of the sprout from the diseased seed tuber is not the normal way of propagation from season to season.

§ 3. *Is Phytophthora brought into the field at the outside of tubers?* At three different places three lots each of 80 seed tubers were planted. Lot I was disinfected with mercuric chlorid just before planting — lot II had been disinfected in the autumn — lot III was not disinfected. In two places the three plots showed the first blighted leaves on the same day. In the third place lot III showed the first blighted leaves one day earlier than the others. As the treatment with $Hg\ Cl_2$ has no effect on the moment of outbreak, it is improbable that Phytophthora spores are brought into the field on the outside of the seed tubers.

§ 5. *Can Phytophthora subsist in the soil?*

a. Soil as a means of infection. 35 healthy seed tubers were planted and strewn over with earth wherein infected tubers had been sprouting. These plants were blighted a day later than control plants planted in ground where potatoes had never been grown.

b. Observations on the first outbreak. In Holland in war-time many meadows were converted into potato fields. In these new potato fields the chance of infection appeared at least as great as in ordinary potato fields. In three places where the ground had never been used for potatoes and only sound seed tubers were used, Phytophthora appeared at the same moment as in surrounding fields. Five times I found a diseased tuber before any spots on the leaves were to be seen. Once this was one week, once 10 days, once six weeks before any late-blight was in the neighbourhood — twice no late-blight appeared at all in the leaves.

The facts point at another way of existence of Phytophthora than in the potato plant. If this might be a subsistence in the soil is a question that is not definitely answered positively or negatively.

CHAPTER IV.

INFLUENCE OF THE STAGE OF DEVELOPMENT OF THE POTATO ON ITS SUSCEPTIBILITY FOR INFECTION.

§ 1. *Connection between the stage of development and the moment of outbreak.* In 1919 late-blight appeared late and simultaneously on early and late varieties. In 1920 plots of 80 seed tubers were planted with a month interval. The youngest plants showed the first blighted leaves 5 days later than the control plants.

It is probable that the stage of development has influence on the moment of outbreak.

§ 2. *Infection through neighbouring plants and artificial infection.*

In 1919 by artificial infection proofs in a field it appeared that the weeks before the appearance of late-blight, plants could be easily infected and that the blight could spread with the same rate as in a normal epidemic. In 1920 I succeeded in infecting plants in the field one week before outbreak of the blight. In 1921 in an exceptionally hot and dry summer artificial infections were impossible even under a bell-jar. In the field, young shoots developing in August after the older plants had been cut short, were infected in the same degree as older plants. In laboratory conditions infections of young sprouts are easily performed.

The stage of development has no influence on the chance of contagion through neighbouring plants.

CHAPTER V.

HOW DOES THE FUNGUS ENTER THE TUBERS?

§ 1. *Survey.* The importance of this question lies in its possible connection with the nature of the Phytophthora resistance properties. Ways of answering it are: 1°. Observation as to which parts of tubers, newly infected in the field, lie in the diseased regions, 2°. By artificial infection: *a.* by bringing whole tubers in water with zoöspores; *b.* by infecting separate parts of the tubers with mycelium in water-drops. Through the non-appearance of Phytophthora in 1921 I have only been able to collect few observations for method 1°.

§ 2. *Does the infection occur through the eyes?* On 19 of 24 newly diseased tubers no eye was in the diseased region, on 5 it was. On 70 tubers, artificially infected in water, no infection appeared. In 10 tubers some eyes were inoculated, still no infection appeared. In winter, when the sprouts begin to develop, infection through the eyes is easily possible. In November, 14 of 63 infected tubers had an eye in the diseased area.

In summer infection through the eyes appears to be impossible.

§ 3. *Does the infection occur through the lenticels?* Of 45 tubers dug from the field with strongly developed lenticels 33 % were infected. Of 111 tubers with undistinct lenticels 60 % were infected. 24 tubers with obvious lenticels, put in water with zoöspores, showed 5 spots near but not distinctly round a lenticel. 14 tubers with undistinct lenticels showed one spot. In 34 tubers infected separately in the lenticels two times a lenticel was in the midst of an infection.

The possibility of infection through a lenticel seems to exist, but the chance seems small.

§ 4. *Does the infection occur through the unbroken skin?* The 70 sound tubers of § 2 prove that the unbroken skin cannot be passed.

§ 5. *Effect of wounds on the chance of infection.* Among 43 newly infected Eigenheimers (non-resistant) 74 % showed a rent in the skin on the diseased area. In 25 Bonten (non-resistant) 10 small rents were made in the skin in the 2 extremities of the lenticels and the tubers were brought in water with zoöspores. 14 times an infection occurred through a rent.

It is very probable that infections occur normally through wounds; small rents round the lenticels, which are often observed in the potato skin are sufficient as an entry.

CHAPTER VI.

GROWTH OF PHYTOPHTHORA THROUGH THE SUBTERRENEAN PARTS OF THE POTATO PLANT.

In 1921 in a summer free from late-blight, observations were taken to see whether Phytophthora can grow through the stolones and whether tubers can infect each other in this way. Of 142 plants in the field one tuber was infected and in digging after a month interval 74 of the infections appeared to have succeeded. 70 times only one tuber was diseased, 3 times two tubers and once three tubers. In these 4 cases it is most probable the tubers were infected simultaneously, as they lay next to each other. 36 varieties were tested.

The danger of spreading through the stolones appears not to exist.

CHAPTER VII.

DANGER OF MUTUAL INFECTION OF STORED TUBERS.

§ 1. *Practical experience can be no proof in this question.* Potatoes, although infected, may show no trace of disease when dug. By keeping apparently healthy tubers in a dry place and inspecting them about once a week and taking the infected ones away, it was found that 15—20 days after being dug the infection can still make its appearance.

§ 2. *Experiments about mutual infections.* Sound tubers, when brought together with diseased ones at various temperatures and moistures, remained sound. Cut tubers brought together with cut diseased ones at $\pm$ 1° C. did not get infected; kept at $\pm$ 17° C. in a dry atmosphere 9 of 12 healthy tubers were infected. At $\pm$ 17° C. in moist conditions 35 of 78 were infected. As tubers by digging are often wounded the danger of mutual infection is great.

§ 3. *Determination of the length of the period after which an inoculation in a wound cannot succeed any longer.* Tubers cut in halves, were kept in a moist atmosphere and inoculated on the cut side at various intervals. It appeared that the stage in which infection could not succeed any more was reached much quicker by young tubers than by elder ones; in the beginning of July an interval of 3 days was sufficient. The same difference was to be observed in tubers that were grown on high dry soil and prematurely ripened, and in tubers of the same varieties grown in moister conditions. For practical observation it is necessary to make these observations in harvest-time. In September after being kept during 14 days in a moist atmosphere in about 15 % of the cut tubers oculations were still successful, in winter after 26 days in 18 %.

There was a correlation found between the state of the cork-cambium (state of ripeness) and the determined time-interval after which no inoculations succeeded.

CHAPTER VIII.

WOUND-CORK.

§ 1. *Rate of formation of wound-cork under different conditions.* It is obvious, there might be some correlation in the stage of ripeness and the rate of formation of the wound-cork.

a. Influence of temperature. The optimum for the rate of suberation of the cell-walls lies at 37—25° C. and is one day. The optimum for the rate of formation of new cells lies at 25° C. and is 2 days. At 37° C. formation of new cells is no longer possible. At 1° C. after an interval of 7 days very few cell-walls were formed.

b. Influence of a difference in variety. In 6 varieties among which resistant and non-resistant, no difference in the rate of wound-cork formation was found.

c. Stage of ripeness of the tubers. No difference was found in the rate of formation of the wound-cork even in small tubers taken in December from a plant that had been grown in a hot-house and tubers from the same variety dug in September.

§ 2. *Does the impossibility of infecting a wound correspond with a distinct stadium in the formation of the wound-cork?* Out of inoculations on 364 tubers the wound-area of which showed new cells with walls still unsuberised 58% could not succeed. Out of 347 tubers in which on the wound-area the new cells had suberised walls, in 24 % the infections succeeded. The wound-cork therefore does not appear to be the only factor that protects against infections.

CHAPTER IX.

DISEASE RESISTANCE IN VARIOUS VARIETIES.

§ 2. *Resistance properties in tubers.* JONES uses as a laboratory method for determining the degree of resistance in various tubers, the cultivation on sterile potato-blocks in test-tubes and the noting of the growth of mycelium on the outside of the blocks. After testing the method I submit the following objections: 1° when cutting the blocks open ten days after the inoculation, blocks that showed no outside growth were often dark brown in the inside. (P. VI, 3 and 4, 3*a* and 4*a*). 2° I compared the mycelium growth on the outside of the blocks with the extansion in tubers inoculated in a slit in the spring. In that season while hibernated tubers were used, there existed a difference in the extansion in the tubers of various varieties, but no correlation with the growth on the outside of the blocks was found.

I cannot deem the method a reliable one for determination of the resistance of various sorts.

a. Growth in the parenchyma. The extansion of the infections was tested in tubers of 28 varieties. In summer, thus in the season wherein infections occur, only one variety showed some difference in the extansion — in all the other varieties the extansion was deep. The rate of growth may be different, but the final result is the same.

b. Possibility of infection on the bounder layer of cork and parenchyma. In young tubers the skin was drawn off and the tubers inoculated on the bounder layer of the parenchyma. In 33 of 39 varieties infections succeeded in more than 60 % of the inoculations made. „Bravo" behaved quite exceptionally. Of 56 tubers only 12 % could be infected in this way. „Bravo" is a variety, that in the field may be moderately blighted in the leaves, but the tubers show no or hardly any infection, even in a year when the skin shows many rents. The growth in the parenchyma is not different from that of other varieties. Anatomical difference was not to be found between „Bravo" and the

highly susceptible „Eigenheimer" tubers, neither a difference in quantity of tannine or in rate of growth of wound-cork.

In the bounder layer between cork and parenchyma „Bravo" has a tissue of highly resistant quality.

e. Thickness of the skin. At the end of July the number of cells in the skin of 9 varieties among which resistant and susceptible ones was determined. All varieties showed a number of 8—9 cells.

The thickness of the skin can have no influence on the degree of resistance of various varieties.

f. Rate of wound-cork formation. Herein no difference is shown by various sorts.

g. Conclusion. As wounds and small rents in the skin make a great difference in the chance of infection, it has to be determined during an epidemic of Phytophthora, whether tubers of various varieties show a difference in this respect.

§ 2. *Resistance qualities in leaves.* If dry weather follows the infection, the black spots in the leaves get dry and hard and do not extand. After some rain or dampness the spots increase in size. In leaves of various varieties put in water and inoculated, the rate of growth is the same, even if the leaves on the plants show quite a different behaviour. In 1921 in a hot dry summer artificial infections in the field were impossible, even under a bell-jar; cut leaves were easily infected. All these phenomena would become clear, if there existed a connection between the osmotic pressure of the cell-sap and the growth of the fungus. LUTMAN suggests this possibility and determines the osmotic pressure of extracts of parts of the potato plant as varying between 5.46 and 11.86 atmospheres.

Therefore the growth of the fungus in solutions of saccharose in high concentrations was observed. Until 1.17 molecular concentration, or an osmotic pressure of 26 atmospheres the growth was normal; the limit for the growth lay at 1.76 molecular concentration or an osmotic pressure of about 39 atmospheres. It appears, that the osmotic pressure of the cell-sap cannot determine the degree of resistance in the potato-leaves.

LITTERATUURLIJST.

C. Appel. 1906. Zur Kenntnis des Wundverschlusses bei den Kartoffeln. Ber. der D. Bot. Ges., Bd. XXIV.

—— 1915. Disease resistance in plants. Science, vol. 41.

A. de Bary. 1861. Die gegenwärtig herrschende Kartoffelkrankheit, ihre Ursache und ihre Verhütung.

—— 1863. Recherches sur le développement de quelques champignons parasites. Ann. des sc. natur, 4e serie vol. 20.

—— 1876. Researches into the nature of the potato fungus, Phytophthora infestans. Journ. of Bot., Vol. XIV, N.S. Vol. V.

A. de Bary und Woronin. Zur Kenntnis der Peronosporeeën. Beiträge zur Morphologie der Pilze.

O. Brefeld. 1883. Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie, Bd. 5, die Brandpilze, pag. 10.

—— 1908. id. Bd. 14, pag. 41.

M. W. Beijerinck. 1900. Verdere onderzoekingen over de indigovorming uit Weede. Versl. Kon. Ak. v. Wet. Wisk. en Nat. Afd. Amsterdam, Deel IX.

Clinton. 1905. Downy mildew or blight of potatoes. Rep. of the Connecticut Agr. Exper. Stat. for 1905.

—— 1908. Artificial culture of Phytophthora with special reference to oöspores. Id. for 1907—'08.

—— Oöspores of potato-blight Id. for 1909—'10.

J. Eriksson. 1916. Ueber den Ursprung des primären Ausbruches der Krautfaüle Phytophthora infestans (Mont.) de By. auf dem Kartoffelfelde. Arkiv für Botanik, Bd. 14 nr. 20.

K. Goebel. Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen pag. 221.

H. Hahn. 1919. Die Melaninbildung im autolysierenden Kartoffelpreszsaft. Bioch. Zeitschr., Bd. 100.

Harting. 1846. Recherches sur la nature et les causes de la maladie des pommes de terre en 1845. N. Verh. der eerste kl. v. h. Kon. Ned. Inst., 12e deel.

L. A. Hawkins. 1916. Growth of parasitic Fungi in concentrated solutions. Journal of Agric. Research, Vol. VII, nr. 5.

Hemmi Takeno. 1920. Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Physiologie der javanischen Gloeosporien. Journal Coll. of Agriculture Hekkaido, Imper. Univ. Sapporo, Vol. 9

L. R. Jones, N. J. Giddings and B. F. Lutman. 1912. Investtigations of the Potato fungus Phytophthora infestans. U. S. Department of Agriculture. Bureau of Plant industry, Bull. nr. 245.

G. Klebs, 1903. Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen, pag. 137.

B. F. Lutman. 1919. Osmotic pressures in the potato plant at various stages of growth. Amer. Journ. of Bot., Vol. VI, nr. 5.

Massee. 1906 Perpetuation of „Potato disease" and potato „leaf-curl" by means of hibernating mycelium. Kew Bull. nr. 4.

L. Matruchet et M. Molliard. 1903. Sur le Phytophthora infestans. Ann. Mycolog. Vol. I, nr. 6.

I. E. Melhus. 1915. Hibernation of Phytophthora infestans of the irish potato. Journ. of Agric. Research. Vol. 5, nr. 2.
—— 1915. Perennial mycelium in species of Peronospora related to Phytophthora infestans, id. Vol. 5, nr. 2.
—— 1915. Germination and infection with the fungus of the late blight of potato.. Agric. experim. Stat. of the University of Wisconsin. Research Bull. 37.
Montagne, 1845. Observations sur la maladie des pommes de terre. Journ. l'Institut, tome XII.
G. H. Pethybridge. 1911. Considerations and experiments on the supposed infection of the potato crop with the blight fungus by means of mycelium derived directly from the planted tubers. The Scient. Proc. Roy. Dublin Soc. Vol. XIII (N.S.) nr. 2.
—— 1914. Recent advances in our knowledge of the genus Phytophthora. The Journ. of Economic Biology Vol. IX, nr. 2.
G. H. Pethybridge an P. H. Murphy. 1913. On pure cultures of Phytophthora infestans de Bary and the development of oöspores. Scient. Proc. Roy. Dubl. Soc. Vol. XIII (N.S.) No. 36.
Pringsheim. 1876. Viertes Bericht der Central-Kommission für den Agrikultur-Chemischen Versuchswesen über in den Jahren 1871—'75 ausgeführte Untersuchungen über die Kartoffelkrankheit und den Kartoffelwachstum. Landwirtsch. Jahrb., Bd. V.
H. M. Quanjer and B. Gerritsen. De internationale aardappelconferentie te Londen 15—19 Nov. 1921. Verslagen en Mededeelingen v. d. Directie v. d. Landbouw 1921. Nr. 5, pag. 90.
Schander. 1917. Beobachtungen und Versuche über Kartoffeln und Kartoffelkrankheiten im Sommer 1917. Fühlings landwirtsch. Zeitung.
Schmidt, 1901. Ueber die Ruheperiode der Kartoffelknollen. Ber. D. Bot. Ges. XIX.
Speerschneider. 1857. Die Ursache der Erkrankung der Kartoffelknolle durch eine Reihe Experimente bewiesen. Bot. Zeitung. 15er Jahrg.
Verslagen en Mededeelingen van den Phytopathologischen Dienst nr. 9. Ziekten van de aardappelknollen.
Vöchting. 1900. Zur Physiologie der Knollengewächse. Jahrb. für wiss. Bot., Bd. 34 pag. 9.
H. de Vries. 1878. Keimungsgeschichte der Kartoffelknollen. Landw. Jahrb. Bd. VII, pag. 232.
G. Vrolik. 1845. Waarnemingen en proeven over de onlangs geheerscht hebbende ziekte der aardappelen. Losse stukken, uitgeg. door de eerste Kl. v. h. Kon. Ned. Inst.
—— 1846. Nadere waarnemingen en proeven ,id.
Weimer and Harter. 1921. Wound-cork formation in the sweet potato. Journ. Agric. Res. Vol. XXI, nr. 9.
H. W. Wollenweber. 1920. Der Kartoffelschorf. Arb. des Forschungsinstitutes für Kartoffelbau. Heft 2.
Worthington Smith. 1875. Diseases of field and garden crops, Quat. Journ. Microsc. Sc. Vol. XV.
Unger. 1847. Beitrag zur Kenntnis der in der Kartoffelkrankheit vorkommenden Pilze und der Ursache ihrer Entstehung. Bot. Zeit. 5er Jahrg.

VERKLARING DER PLATEN.

Plaat I.

Alle figuren zijn 610 × vergroot.

Fig. 1. Jong oögonium ontstaan in een cultuur op een aardappelschijf. Wand hyalien.
Fig. 2. Oögonium met bruinen wand (havermoutagar).
Fig. 3. Oöspore ontstaan in een cultuur op een aardappelschijf. Wand hyalien.
Fig. 4. Oöspore met bruinen wand (havermoutagar).
Fig. 5. Buitenzijde van een oögonium met oneffen bruinen wand. (havermoutagar).
Fig. 6. Oöspore waarschijnlijk met kiembuis (k. b.) gedeeltelijk bedekt door den donkerbruinen oögoniumwand (oög.) (havermoutagar).
Fig. 7. Oöspore omsloten door den donkerbruinen oögoniumwand, waarschijnlijk met kiembuis met hyalienen wand.
Fig. 8. Waarschijnlijk kiemende oöspore (havermoutagar).
Fig. 9. Oögonium met peervormig verlengstuk, beide bruin (havermoutagar).
Fig. 10—12. Oögonium met tweede aanzwelling daar vlak naast. Beeld niet verklaard (havermoutagar).
Fig. 13. Misschien antheridium (havermoutagar).

Plaat II.

Fig. 14. Myceliumdraad, die de plaats van de middenlamel (m.l.) inneemt en de wanden der parenchymcellen uiteendrukt. Kleuring met Sudan III-glycerine. Vergr. 470 ×.
Fig. 15. Mycelium binnen een parenchymcel. Draadvorm is verloren gegaan. Kleuring met Sudan III-glycerine. Vergr. 470 ×.
Fig. 16. Eerste verandering van den celwand na infectie. De middenlamel (m.l.) is verkurkt, kleuring met Sudan III-glycerine. Vergr. 470 ×.
Fig. 17. Later stadium van het infectiebeeld. Rondom het zieke weefsel (z. w.) zijn de wanden van de niet aangetaste cellen verkurkt. Op de grens van ziek weefsel en de verkurkte cellen is een myceliumdraad (myc.) te zien. Kleuring met Sudan III-glycerine. Vergr. 210 ×.
Fig. 18. Laatste stadium van het infectiebeeld. Buiten de verkurkte, niet aangetaste cellen heeft zich wondkurk (w. k.) gevormd. Kleuring met Sudan III-glycerine. Vergr. 210 ×.

Fig. 19. Zieke plek vlak bij oog. Ziek weefsel is donker aangegeven. Daaromheen wondkurk. Alle geteekende celwanden zijn gekleurd met Sudan III-glycerine. Vergroot 48 ×.

Plaat III.

Fig. 20 en 21. Schema van een zeer jongen knop. Meristematisch weefsel is licht aangegeven. Ziek weefsel (z. w.) is donker geteekend. De plaatsen in het onverkleurde weefsel, waar na kleuring met Sudan III mycelium te zien was, zijn met „myc." aangegeven. Vergr. 68 ×.

Fig. 22. Grens kurk en parenchym bij onrijpe knollen. Kleuring met Sudan III. P = parenchym. K.C. = kurkcambiumlaag. K = kurk. Vergr. 300 ×.

Fig. 23. Grens kurk en parenchym bij rijpe knollen. Kleuring met Sudan III. K = kurk. P = parenchym.

Plaat IV.

Fig. 1. I. Knol in sublimaat gesteriliseerd en geinfecteerd. Na 10 dagen opengesneden.

II. Knol in alcohol gedompeld, afgebrand en geinfecteerd. Na 10 dagen opengesneden. Hierna 2 dagen in glasdoos gelegd.

III. De andere helft van dezen knol, gelijk behandeld, maar tot slot nog eens afgesneden.

Fig. 2. Aardappelplant 6 Juli op spruitjes geinfecteerd en gepoot. 24 Aug. na eenige dagen onder een glazen klok te zijn gebracht, gefotografeerd. De onuitgegroeide zieke spruitjes zijn gemerkt. Overige plant is gezond.

Plaat V.

Fig. 1. 1. Knol van Paul Kruger met regelmatig verloopende kanalen op de schil.

2. Knol van Paul Kruger met netwerk van kanalen bedekt.

Fig. 2. 3. Knol van Paul Kruger geheel bedekt met kurkschilfertjes.

4. Knol van Paul Kruger geheel glad.

Plaat VI.

Infecties op steriel gesneden blokjes rauwe aardappelen.
Soort: Wilde Duc.

1—4. Buitenzijde van de geinfecteerde blokjes zonder myceliumgroei.

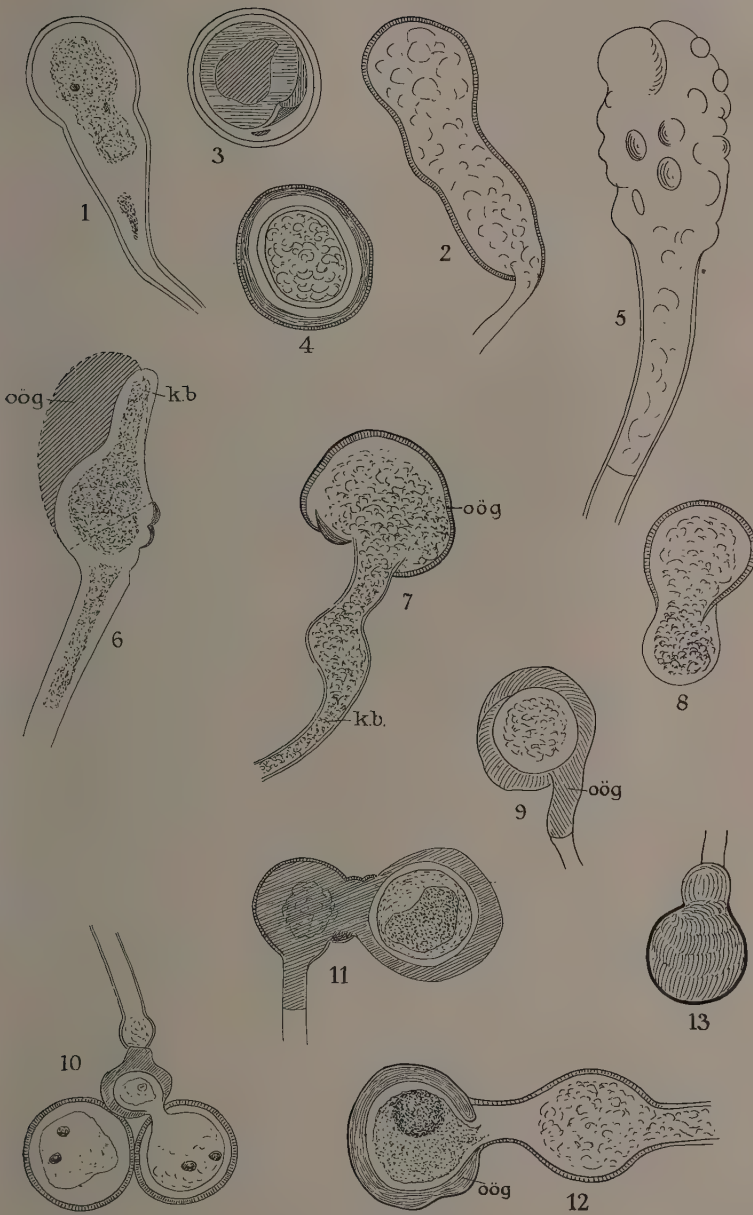
1*a*—4*a*. Dezelfde blokjes na doorgesneden te zijn. 1*a* en 2*a* zijn gezond, 3*a* en 4*a* sterk bruin.

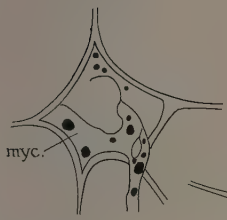
INHOUD.

Blz.

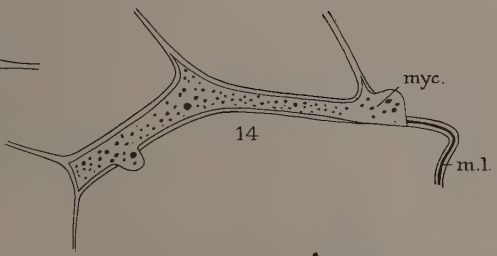
Litteratuuroverzicht 9
Indeeling van het onderzoek 13
Hoofdstuk I. Biologische waarnemingen aan Phytophthora infestans. 14
§ 1. Groei op kunstmatige voedingsbodems 14
§ 2. Voortplantingsorganen 16
§ 3. Physiologische eigenschappen 18
§ 4. De parasitaire uitwerking van Phytophthora op de aardappelplant 20
a. Microscopisch verloop van de infectie in den knol 20
b. Vergelijking van het macroscopisch infectiebeeld in bladen en knollen 23
Hoofdstuk II. Eenige biologische waarnemingen aan de aardappelplant 25
§ 1. Het ontstaan van worteltjes aan de knollen 25
§ 2. Kurkcambiumlaag 26
§ 3. Wanneer ontstaat het verschijnsel „kurkschilfertjes" of „ruwheid"? 26
§ 4. Het uitloopen van de knollen 28
§ 5. De tyrosinase-reactie bij de knollen 29
§ 6. Bacteriëngroei in de knollen 30
Hoofdstuk III. Hoe overwintert Phytophthora infestans en waarvandaan komt in den zomer de eerste infectie? 31
§ 1. Groeit het mycelium vanuit den zieken knol in de spruit? 31
§ 2. Kan de schimmel latent in de zich ontwikkelende spruit bestaan? 35
§ 3. Wordt Phythophthora aan de buitenzijde van de poters in den akker gebracht? 36
§ 4. Andere hypothesen 37
§ 5. Blijft Phytophthora in den grond voortbestaan? 38
Hoofdstuk IV. Invloed van het ontwikkelingsstadium van de aardappelplant op het uitbreken van Phytophthora 41
§ 1. Overzicht 41
§ 2. Verband van het ontwikkelingsstadium en de primaire infectie 41
§ 3. Waarnemingen bij secundaire en kunstmatige infecties ... 43
Hoofdstuk V. De toegangsweg van de schimmel in den knol. .. 45
§ 1. Overzicht 45
§ 2. Gaat de infectie door de oogen? 46

§ 3. Gaat de infectie door de lenticellen? 46
§ 4. Kan Phytophthora door de ongeschonden kurklaag dringen? 48
§ 5. Hebben wonden invloed op de infectiekans? 48
§ 6. Heeft het verschijnsel van „kurkschilfertjes" invloed op de infecteerbaarheid? 49
Hoofdstuk VI. Groei van Phytophthora in de ondergrondsche stengeldeelen van de aardappelplant 50
Hoofdstuk VII. Besmettingsgevaar van gerooide knollen onderling 53
§ 1. Moeilijkheid om uit de praktische ervaring een beeld hiervan te krijgen. 53
§ 2. Proeven over het gevaar van onderlinge besmetting..... 56
§ 3. De duur van de infecteerbaarheid van een wond 58
Hoofdstuk VIII. Wondkurk 65
§ 1. Snelheid van wondkurkvorming 65
a. Invloed van de temperatuur 65
b. Invloed van de soort 66
c. Invloed van het ontwikkelingsstadium 67
§ 2. Valt de infectieafsluiting met een bepaald stadium in de wondkurkvorming samen? 69
Hoofdstuk IX. Vatbaarheid bij verschillende soorten..... 71
§ 1. Stand van het vraagstuk..... 71
§ 2. Vatbaarheid in de knollen 73
a. Welke soorten zijn resistent? 73
b. Onderzoek van de methode van JONES 73
c. Groei van Phytophthora in het parenchym der knollen 75
d. Infectiemogelijkheid op de grenslaag van de schil en het parenchym..... 76
e. De dikte van de kurklaag bij verschillende soorten ... 80
f. Snelheid van wondkurkvorming bij verschillende soorten 81
g. Conclusie..... 81
§ 3. Vatbaarheid in het loof 82
Summary 84
Litteratuurlijst..... 91
Verklaring der platen 93


1
3
2
4
5
oög
k.b
6
oög
7
k.b.
8
9
oög
11
13
10
oög
12

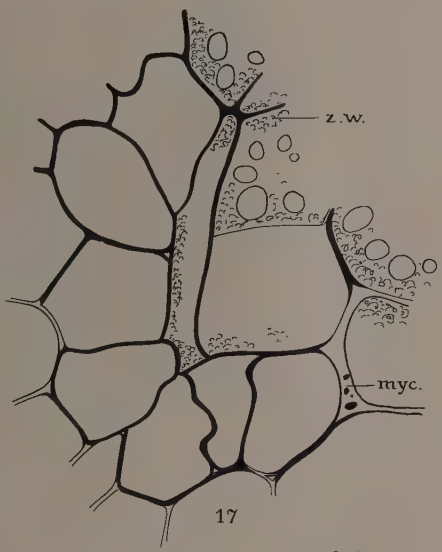


15

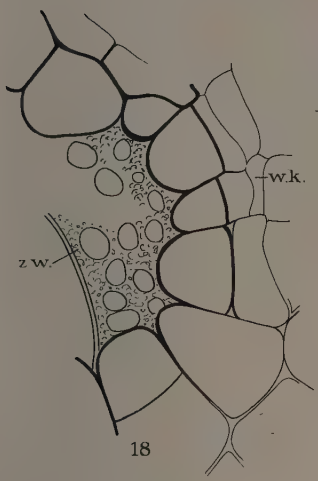


14

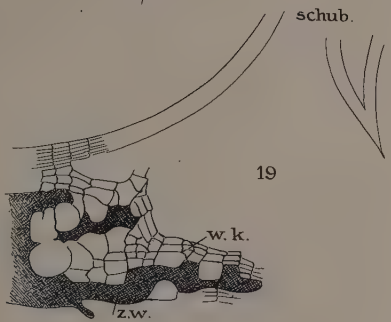
16



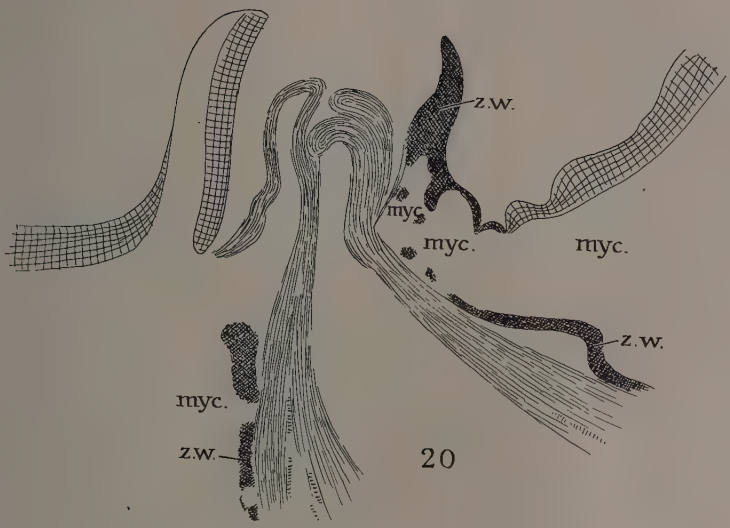
17



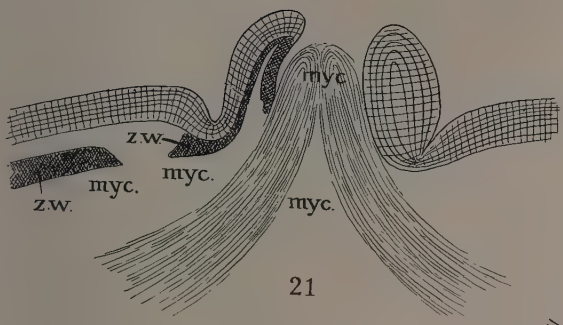
18



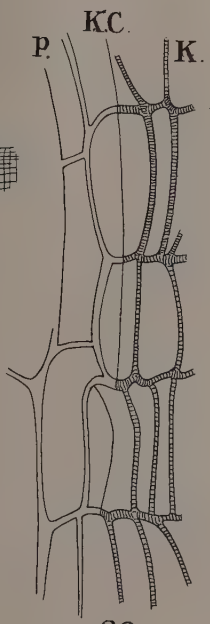
19



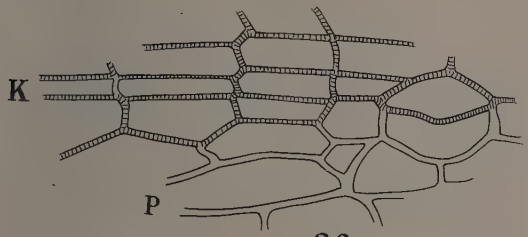
20



21



22



23

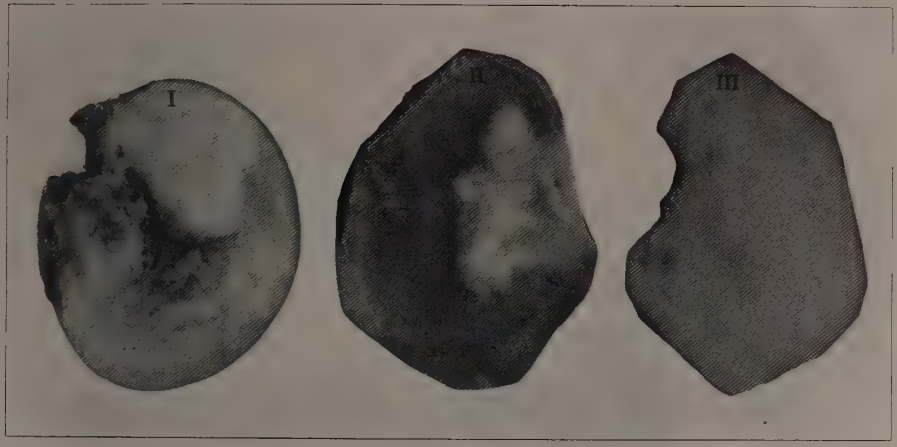


Fig. 1.

Fig. 2.

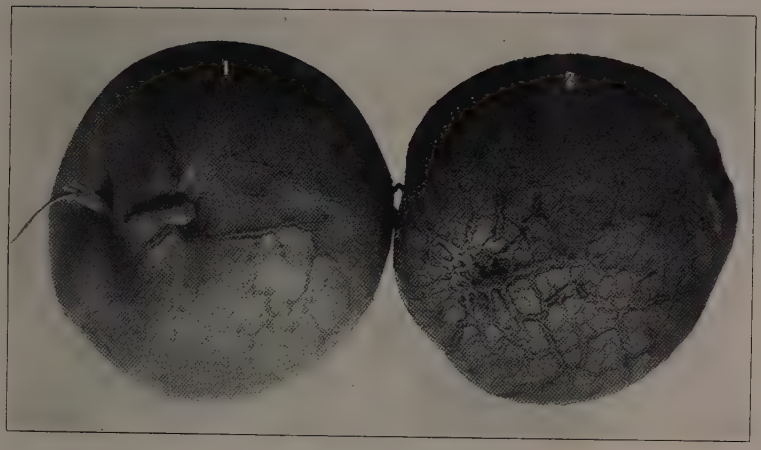
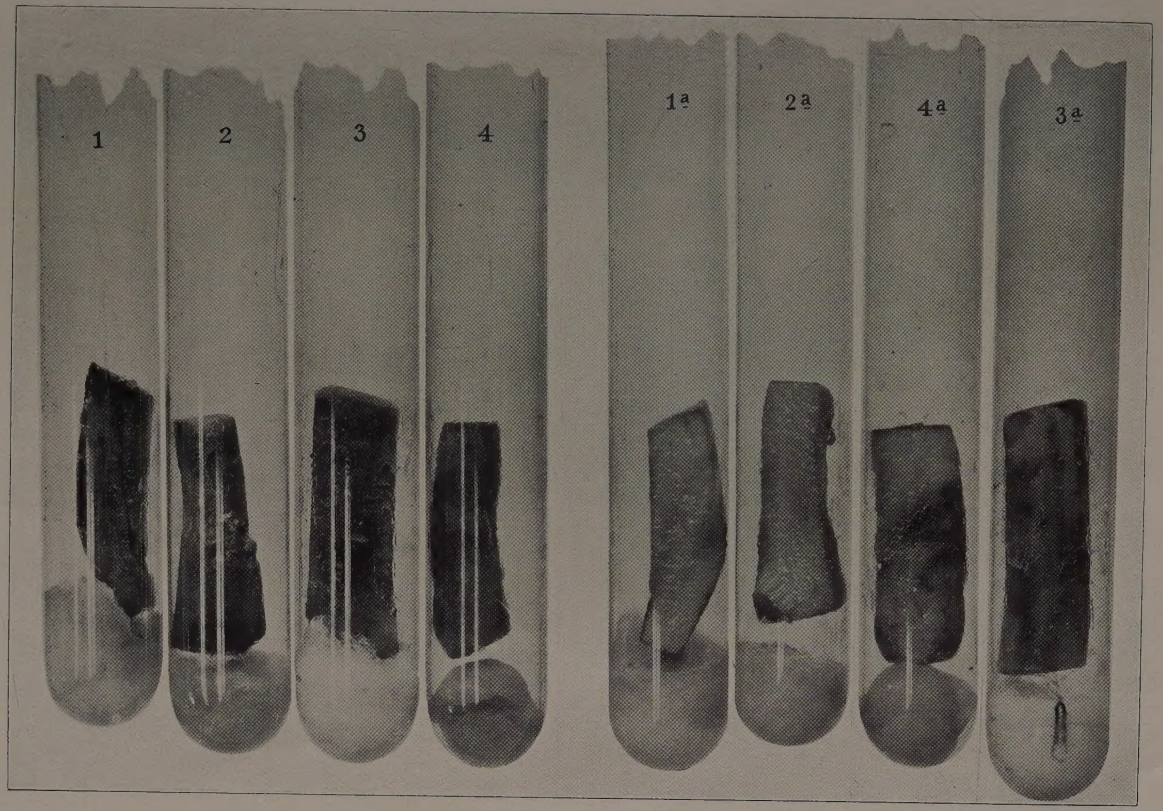


Fig. 1.

Fig. 2.


1
2
3
4
1ª
2ª
4ª
3ª